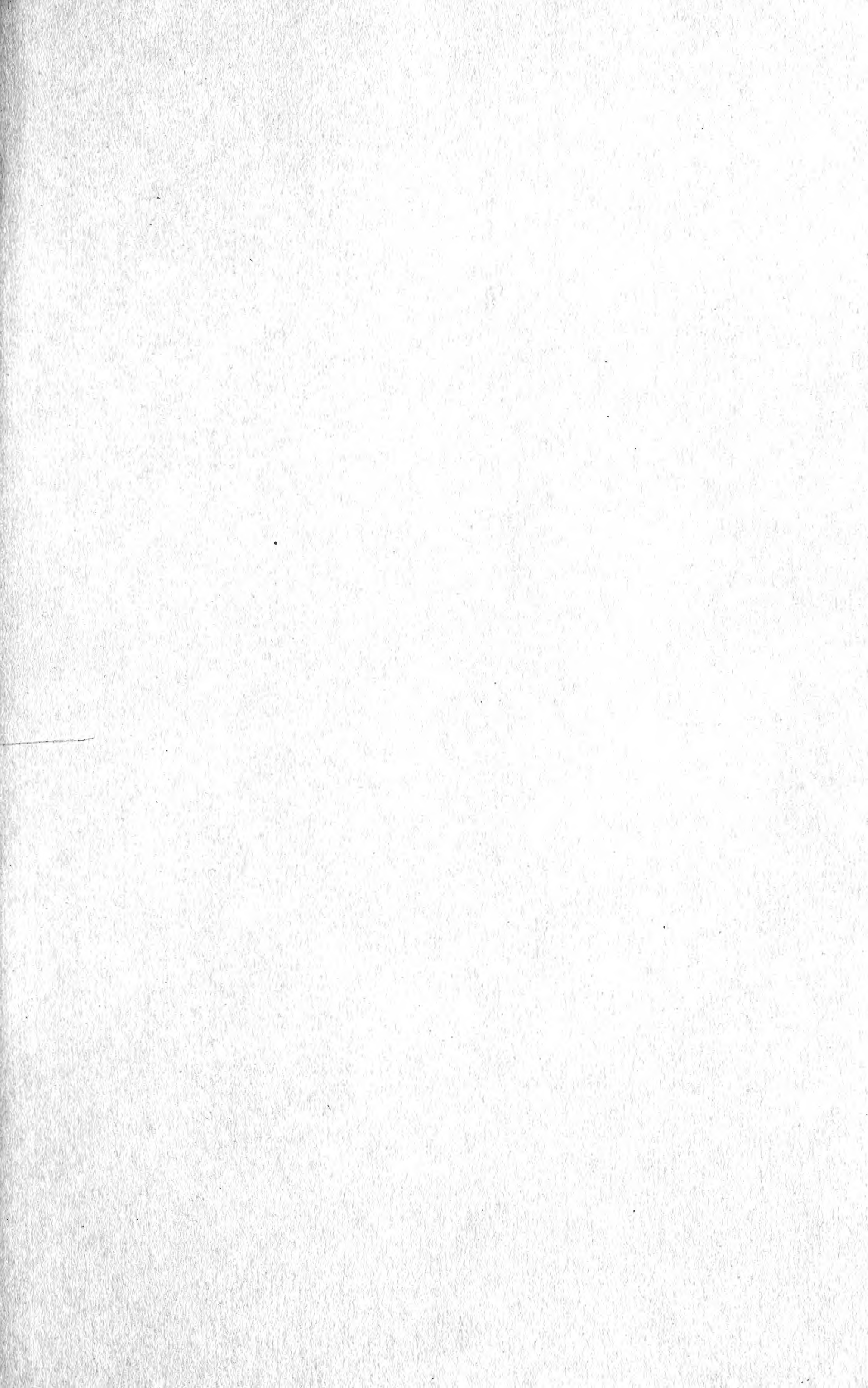
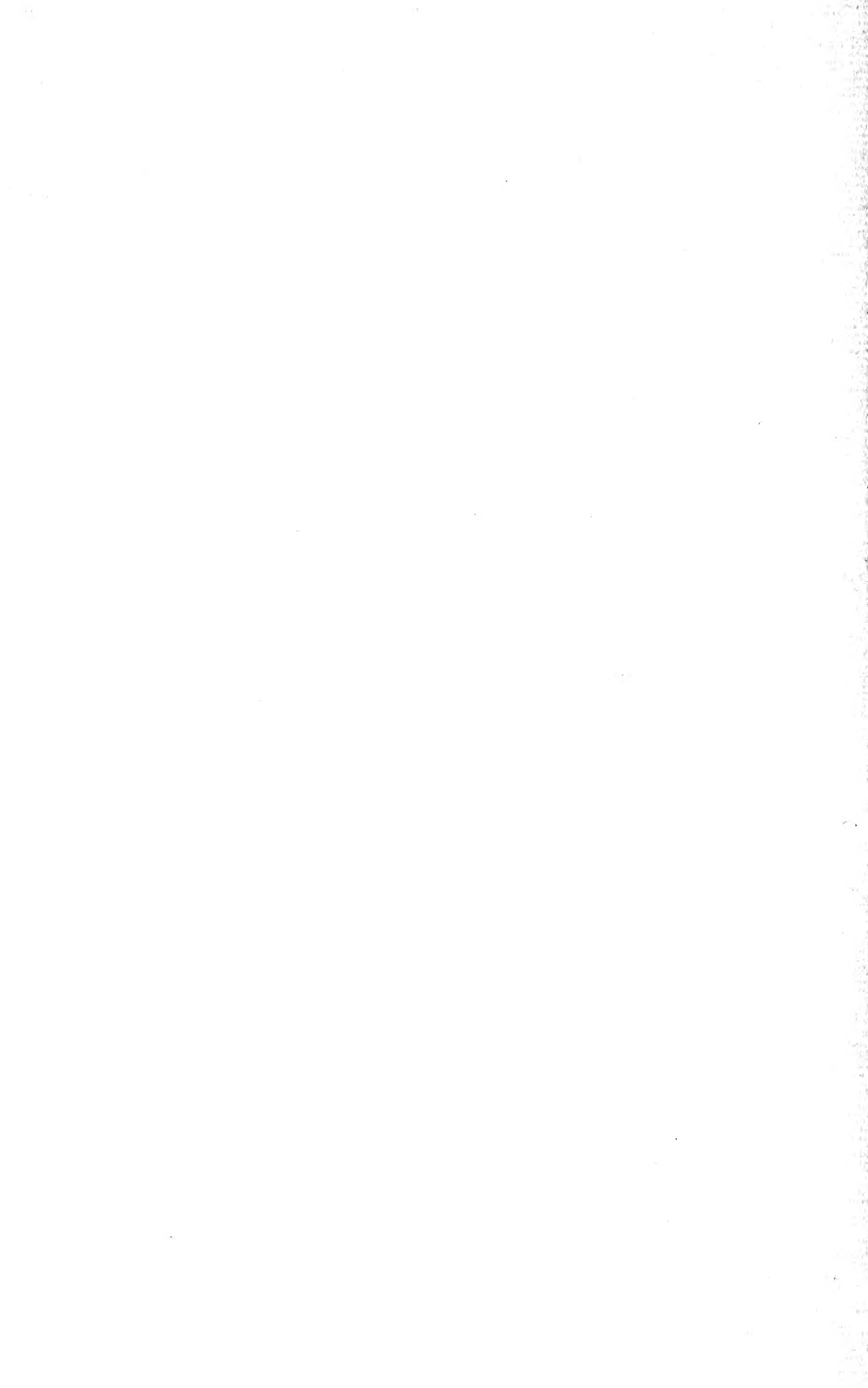


Gegenbaur, Carl
Grundriss der vergleichenden Anatomie
(Fundamentals of comparative anatomy)
1874








MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
1888

WOODS HOLE OCEANOGRAPHIC INSTITUTION
1930

GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

VON

CARL GEGENBAUR,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DER ANATOMISCHEN ANSTALT
ZU HEIDELBERG.

MIT 320 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1874.

VORWORT.

Als mir vor längerer Zeit Anlass ward die Herausgabe einer dritten Auflage meiner Grundzüge der vergleichenden Anatomie in Erwägung zu nehmen, konnte ich mir nicht verhehlen dass die Anlage jenes Buches, wie sie sowohl in ausführlicheren Darstellungen als auch in einem Eingehen auf Literaturangaben sich aussprach, bei einer neuen Auflage einen viel bedeutenderen Umfang erfordern würde. Ein in dieser Richtung bearbeitetes Werk würde aber vom Zwecke der ersten Einführung in das Studium der vergleichenden Anatomie sich sehr weit entfernt haben. Daher entschloss ich mich zu einer kürzer gefassten Umarbeitung, die hiermit als »Grundriss der vergleichenden Anatomie« vorliegt. Leider fand die schon länger abgeschlossene Arbeit in ihrer Drucklegung durch meine Uebersiedelung nach Heidelberg manche unliebe Verzögerung.

Indem ich in diesem Grundriss alle speciellen Bezugnahmen auf die Literatur, sowie die Berücksichtigung zahlreicher Detailverhältnisse fern hielt und mich mehr aufs Uebersichtliche beschränkte, war es möglich eine compendiösere Form zu finden, und dabei das Hauptgewicht auf die fundamentalen Erscheinungen und deren Zusammenhänge legend, dem die manichfaltigen Organisationsbefunde verknüpfenden Faden nachzugehen. Liegen doch gerade da die bedeutendsten Aufgaben der vergleichenden Anatomie, die, je weniger sie von den meisten gewürdigt werden um so dringender immer wieder hervorgehoben werden müssen.

In der äusseren Anordnung des Stoffes bin ich den Grundzügen treu geblieben, jedoch mit manchen Aenderungen in der Eintheilung der Organe, für welche das für die wissenschaftliche Anatomie allein gültige morphologische Princip die Richtschnur abgab. Dass der etwas schwerfällige Apparat der Noten wegblieb, bedarf mit Hinblick auf den Zweck des Buches keiner besonderen Rechtfertigung. Die Aufnahme kurzer systematischer Uebersichten der Thierstämme und ihrer Gliederung, schien mir dagegen zu einer ersten Orientirung, die allein damit beabsichtigt ward, unerlässlich.

An die Stelle der Grundzüge zu treten ist ein »Lehrbuch« bestimmt, welches, auf zwei Bände berechnet, bereits in der Vorbereitung begriffen ist. Möge mir die im stillen und doch geistig so regen, Jena während langer Jahre stets reichlich zu theilgewordene Arbeitsfreude auch hier nicht fehlen und zur Förderung jenes Unternehmens wirksam sein.

Heidelberg, im November 1873.

C. Gegenbaur.

INHALTSVERZEICHNISS.

Einleitung.

Begriff und Aufgabe der vergleichenden Anatomie.

§ 1.

Das Gebiet der Wissenschaft, welche die organische Natur zum Gegenstande ihrer Untersuchungen hat, zerfällt nach den beiden organischen Naturreichen in zwei grosse Abtheilungen, in Botanik und in Zoologie. Beide Disciplinen bilden die Bestandtheile einer Biologie, und sind insofern enge mit einander verbunden, als die Erscheinungen im Thier- wie im Pflanzenreiche auf gleichen Grundgesetzen beruhen, und Thier und Pflanze bei aller Verschiedenheit der specielleren Einrichtungen gemeinsame Anfänge besitzen und im Haushalte der Natur in innigen Wechselwirkungen stehen. Innerhalb der beiden genannten Disciplinen sind mehrfache Arten der Forschung möglich, aus denen neue Disciplinen hervorgehen.

Indem wir das Gebiet der Botanik zur Seite lassen, wollen wir jenes der Zoologie in seine ferneren Gliederungen verfolgen. Die Erforschung der Leistungen des Thierleibes oder seiner Theile, die Zurückführung dieser Functionen auf elementare Vorgänge und die Erklärung derselben aus allgemeinen Gesetzen ist die Aufgabe der Physiologie. Die Erforschung der materiellen Substrate jener Leistungen, also der Formerscheinungen des Körpers und seiner Theile, sowie die Erklärung derselben bildet die Aufgabe der Morphologie. Physiologie und Morphologie besitzen somit verschiedene Aufgaben, wie auch ihre Methoden verschieden sind; für beide aber ist es nöthig, selbst auf getrennten Wegen, sowohl einander als auch das gemeinsame Endziel im Auge zu behalten, welches in der Biologie gegeben ist.

Die Morphologie gliedert sich wieder in Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Wie erstere den vollendeten Organismus zum Untersuchungsobjecte hat, so besitzt letztere den werdenden Organismus zum Gegenstande der Forschung.

Die Anatomie selbst kann in eine allgemeine und specielle getheilt werden. Die allgemeine Anatomie beschäftigt sich mit den Grundformen der thierischen Organismen (Promorphologie Hkl), und den aus jenen hervorgehenden Formerscheinungen. Die specielle Anatomie nimmt die organologische Zusammensetzung des Thierleibes zum Gegenstande. Einen ihrer Zweige bildet die Histiologie, Gewebelehre, als Lehre von den Elementarorganen des thierischen Körpers.

Die Entwickelungsgeschichte erläutert aus dem Verfolge des allmählichen Werdens des Organismus die Complicationen der äusseren und inneren Organisation, indem sie dieselbe von einfacheren Zuständen ableitet. Die Veränderungen der Organisation können aber sowohl im Entwickelungsleben des Individuums als in der Reihenfolge der Organismen verfolgt werden. Auf ersteres erstreckt sich die gewöhnlich als Entwickelungsgeschichte (Embryologie, Ontogenie Hkl) bezeichnete Disciplin, während letzteres als Aufgabe der Palaeontologie zufällt, die dadurch zur Phylogenie (Hkl) wird. Sie ist die Entwickelungsgeschichte der Organismenreihen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge.

§ 2.

Indem das Feld der Anatomie in der Erforschung und Erklärung des in der Entwickelung abgeschlossenen Baues des Thierleibes gegeben ist, so ergeben sich je nach den die Untersuchung leitenden Gesichtspuncten wieder verschiedene Abstufungen. Ist die Zusammensetzung des Körpers an sich, die Gestaltung und das gegenseitige Verhalten der einzelnen Organe zur Aufgabe genommen, so verhält sich die Anatomie nur beschreibend, indem sie die Befunde der Untersuchung schildert, ohne aus denselben weitere Schlüsse zu ziehen. Die anatomische Thatsache ist Zweck der Untersuchung, die Anatomie verhält sich rein empirisch. Durch die Beziehung zur Heilkunst, somit aus praktischem Bedürfnisse, hat sich die beschreibende Anatomie für den menschlichen Organismus hinsichtlich des Umfanges von Einzelerfahrungen zu einem besonderen Zweige entwickelt, der als »Anthropotomie« der gleichfalls beschreibenden »Zootomie« sich an die Seite stellt. Beide sind nur durch das Object, nicht durch die Behandlung desselben verschieden, beide verhalten sich analytisch. In demselben Maasse als beide sich enthalten, aus ihren Einzelerfahrungen Schlüsse zu ziehen, und diese zu Abstractionen zu verwerthen, entbehren sie des Charakters einer Wissenschaft, da der letztere weder durch den blossen Umfang der Erfahrungen, noch durch die Complication des Weges, auf dem solche

gewonnen werden, bedingt wird. Gänzlich untergeordnet für die Beurtheilung der wissenschaftlichen Bedeutung sind daher die äusseren Hilfsmittel der Untersuchung, die nur bezüglich des Auffindens oder der Feststellung von Thatsachen in Betracht kommen können. Je mehr die roheste Empirie — welche durch den Gebrauch der subtilsten Instrumente nicht ausgeschlossen wird — sich als Wissenschaft darzustellen versucht, desto nothwendiger wird es jenen Gegensatz hervorzuheben.

Anders gestaltet sich die Anatomie, sobald ihr die Kenntniss von Thatsachen nur Mittel ist, die aus einer Summe solcher Kenntnisse erschlossene Erkenntniss dagegen der Zweck. Indem sie die Thatsachen der Einzelerscheinungen unter einander vergleicht, leitet sie daraus wissenschaftliche Erfahrungen ab, und gestaltet das auf dem Wege der Induction Gefolgerte zu deductiven Schlüssen. Sie wird dadurch zur vergleichenden Anatomie. Ihr Verfahren ist synthetisch. Die Analysen der beschreibenden Anatomie (Anthropotomie wie Zootomie) liefern ihr die Grundlage, sie schliessen sich also nicht nur nicht von der vergleichenden Anatomie aus, sondern werden recht eigentlich von ihr umfasst und wissenschaftlich durchdrungen. Je sorgfältiger die Sichtung der Thatsachen, um so sicherer wird der Boden für die Vergleichung. Die Empirie ist somit die erste Voraussetzung, wie die Abstraction die zweite ist. Wie die letztere ohne die empirische Voraussetzung grundlos ist, so ist die Empirie an sich vom wissenschaftlichen Gesichtspuncte aus nur eine Vorstufe zur Erkenntniss.

§ 3.

Die Aufgabe der vergleichenden Anatomie liegt in der Erklärung der Formerscheinungen in der Organisation des Thierleibes. Die zur Lösung dieser Aufgabe dienende Methode ist die Vergleichung. Sie ist der Weg den die wissenschaftliche Untersuchung zu geben hat, und der gekannt sein muss, wenn nicht planloses Umherirren die Folge sein soll. Die vergleichende Methode sucht in Reihen von Organismen die morphologischen Befunde der Organe des Körpers zu prüfen, stellt als Ergebniss die gleichartigen Verhältnisse zusammen und sondert die ungleichartigen davon ab. Dabei berücksichtigt sie Alles, was beim anatomischen Befund überhaupt in Betracht kommt: Lagerung zu andern Körpertheilen, Zahl, Umfang, Structur und Textur. Sie erhält dadurch für die einzelnen Organe Reihen von Formzuständen, in denen die Extreme bis zur Unkenntlichkeit von einander verschieden sein können, aber untereinander durch zahlreiche Mittelstufen verknüpft werden.

Aus den mannichfachen Formenreihen eines und desselben Organes ergibt sich erstlich: dass der physiologische Werth in den verschiedenen Zuständen des Organes keineswegs derselbe ist, dass ein Organ unter blosser Modification seines anatomischen Verhaltens, sehr verschiedenen Leistungen vorstehen kann. Die ausschliessliche Berücksichtigung seiner physiologischen Leistungen wird daher die in morphologischer Beziehung zusammengehörigen Organe in verschiedene Kategorien bringen. Daraus resultirt die untergeordnetere Beziehung der Leistung der Organe, bei vergleichend-anatomischer Untersuchung. Der physiologische Werth kann erst in zweiter Reihe in Betracht kommen, wenn es sich darum handelt, für die Modification, welche ein Organ im Zusammenhalt mit einem anderen Zustande desselben erlitten, Beziehungen zum Gesammtorganismus herzustellen. Auf diese Weise liefert die vergleichende Anatomie den Nachweis für den Zusammenhang ganzer Organreihen, und innerhalb dieser Reihen treffen wir Veränderungen, die bald nur im Kleinen sich halten, bald in grösserer Ausdehnung sich darstellen; sie betreffen den Umfang, die Zahl, die Gestalt und auch die Textur der Theile eines Organes, und können sogar zu Aenderungen der Lagerungsbeziehungen führen. Der Ueberblick über eine solche Reihe lehrt also einen Vorgang kennen, der in Veränderungen eines und desselben Organs bei verschiedenen Thieren sich ausdrückt.

§ 4.

Das Bestehen eines gewissen Maasses von Gleichartigkeit in der Organisation innerhalb gewisser grösserer oder kleinerer Abtheilungen des Thierreiches ist von der Vererbung, als der Aeusserung der Erblichkeit ableitbar. Die Vererbung besteht in der Uebertragung der Organisation von einem Organismus auf die Nachkommenschaft desselben. Die Nachkommen wiederholen die Organisation des älterlichen Organismus. Diese Erscheinung vermag aus der Fortpflanzung erklärt zu werden, deren Producte aus einem quantitativ sehr verschieden sich verhaltenden Theilstücke eines Organismus als neue Organismen entstehen. Der neue Organismus stellt also materiell die Fortsetzung des älterlichen vor, und wird demgemäss mit letzterem übereinstimmende Eigenschaften besitzen.

Das Maass der Gleichartigkeit oder der Uebereinstimmung in der Organisation ist ein sehr verschiedenes. Wir erkennen Thiere die nur durch geringfügige Merkmale von einander abweichen, dann solche die durch bedeutende Unterschiede von einander getrennt sind, wiederum

andere, deren äussere oder innere Organisation die grössten Verschiedenheiten darbietet. Und so findet sich die Uebereinstimmung wie die Verschiedenheit in unendlichen Abstufungen vor. Wie man einander ähnliche, mehr oder minder gleichartig erscheinende Dinge als »verwandt« zu bezeichnen pflegt, so wird bei der gleichen Erscheinung der Organismen die gleiche Bezeichnung der gegenseitigen Beziehung, aber in des Wortes voller Bedeutung, Platz greifen dürfen. Wir erklären gleichartige Organismen für mit einander verwandt, indem wir das Gleichartige der Organisation aus gemeinsamer Ererbung ableiten. Der Grad dieser Gleichartigkeit wird aber den Grad der Verwandtschaft bestimmen müssen, die wir aus jener erschliessen. Die Verwandtschaft wird bei dem Bestehen geringerer Verschiedenheiten als eine nahe zu erkennen sein, während sie bei grösseren Unterschieden als weiter in der Ferne liegend sich darstellen wird. Wir substituiren daher dem Begriffe der Uebereinstimmung oder der Gleichartigkeit der Organisation den der Verwandtschaft, indem wir die Uebereinstimmungen in der Organisation einer Summe von Organismen als ererbte Eigenthümlichkeiten ansehen.

Auf das Gesetz der Vererbung gründet sich somit die Lehre von der Verwandtschaft der Organismen, die Abstammungslehre oder Phylogenie. Die vergleichende Anatomie enthüllt also die innerhalb der einzelnen Abtheilungen des Thierreiches bestehenden Verwandtschaftsverhältnisse, indem sie das Gleichartige wie das Ungleichartige nachweist.

[Ueber das höchst wichtige Vererbungsgesetz und seine Erscheinungen findet sich Ausführlicheres in der scharfsinnigen Darstellung Häckels (Generelle Morphologie Bd. II. S. 170.)].

§ 5.

Durch die Vererbung werden dem Organismus Eigenschaften übertragen, die derselbe im Laufe seiner individuellen Entwickelung (Ontogenie) nach und nach zur Entfaltung bringt. Den einfachsten Organismen fehlt eine solche Entwickelung, indem die etwa durch Theilung des mütterlichen Organismus entstandenen Jungen nur der Volumszunahme bedürfen, um dem mütterlichen Organismus gleich zu werden. Die Entwickelung fällt also hier mit dem blossen Wachsthum zusammen, das sie vollständig deckt. Je weiter ein Organismus von einem ursprünglich einfachen Zustande sich entfernt hat, oder je grösser die Summe der von den Vorfahren erworbenen und auf die Nachkommen vererbten Eigenthümlichkeiten ist, desto weniger einfach ist auch die Ontogenie, da sich während derselben mindestens ein Theil von jener

den Vorfahren erworbenen Einrichtungen wiederholt, und vom sich entwickelnden Körper in einzelnen Stadien durchlaufen wird. Die Ontogenie repräsentirt also in gewissem Grade die paläontologische Entwickelung in zeitlich verkürzter, d. i. zusammengezogener Weise. Die von höheren Organismen ontogenetisch durchlaufenen Stufen entsprechen Zuständen, welche bei anderen die definitive Organisation vorstellen. Jene Entwickelungszustände können also durch die Vergleichung mit ausgebildeten Zuständen niederer Organismen erklärt werden, indem man sie als von solchen (niederen Zuständen) ererbte Bildungen deutet. Von diesem Gesichtspuncte aus betrachtet erscheinen die sogenannten »Larvenzustände« mit ihren »provisorischen«, weil vergänglichen, nur auf frühere Lebensstadien beschränkten »Apparaten« als recht wichtige und bedeutungsvolle Formen. Ausser den functionellen Beziehungen zum sie tragenden Organismus, durch welche jene Apparate als praktische Einrichtungen sich erhalten, d. h. vererben konnten, lassen sie solche zu niederen Zuständen erkennen, und enthüllen damit die Phylogenie ihres Trägers. Das »Stadium larvatum« verkündigt also ganz im Gegensatze zu seiner Bezeichnung, ganz offen die verwandtschaftlichen Beziehungen. Zuweilen jedoch sind solche »Larvenorgane« nicht sowohl von Vererbung als von Anpassungen ableitbar und dadurch wird die Beurtheilung nicht wenig erschwert. Sicherer wird die Deutung solcher Einrichtungen bei Organismen, die nicht sofort in den offenen Kampf ums Dasein treten, sondern kürzere oder längere Zeit innerhalb der Eihüllen sich entwickeln, und dadurch verändernden Einwirkungen von Aussen minder ausgesetzt sind. Kommt es in diesen Fällen zu »provisorischen Einrichtungen«, so sind diese mit grösserer Sicherheit als ererbte, und damit als Wiederholungen niederer Zustände bestimmbar. Die bei den Embryonen höherer Wirbelthiere auftretenden, aber nach und nach wieder verschwindenden Kiemenspalten sind solche Bildungen. Für sich betrachtet sind sie unerklärbar, denn es kommt an ihnen weder jemals zur Bildung von Kiemen, noch werden sie — die vorderste ausgenommen — zu definitiven Einrichtungen verwendet. Die Vergleichung zeigt uns nun bei einer grossen Abtheilung niederer Wirbelthiere diese Kiemenspalten als wichtige Athmungsapparate, und indem wir auch solche Wirbelthiere kennen, deren Kiemenspalten nur eine Zeitlang respiratorisch fungiren (Amphibien), um sich später zu schliessen, vermögen wir die Kiemenspalten der Reptilien, Vögel und Säugethiere als durch Vererbung von niederen Zuständen empfangene Einrichtungen zu verstehen, die nach dem Verluste ihrer ursprünglichen Function sich nur während des fötalen Lebens eine kurze Zeit erhalten.

§ 6.

In der Summe von Eigenschaften der Organisation, welche die Vererbung auf einen Organismus überträgt, finden sich dem vorhin Dargelegten zufolge mehr oder minder solche Einrichtungen vor, welche in den bleibenden, ausgebildeten Zustand des Organismus mit übertreten, ohne dort eine erkennbare Function zu besitzen. Diese Theile erscheinen in der Regel in mehr oder minder rückgebildetem rudimentären Zustande, den sie häufig erst während des Laufes der Ontogenie erwerben. In frühen Stadien der letzteren kommen sie mit den der Stammform, von der sie ererbt sind, zukommenden Einrichtungen am meisten überein. Diese rudimentären Organe treten um so frühzeitiger die Rückbildung an, je frühzeitiger sie in palaeontologischem Sinne ererbt wurden, und schwinden in dem Maasse spät, als ihre Erbung eine relativ neue ist. Die ausgebildete Form der rudimentären Organe wird demgemäss für die ersteren nur bei entfernten, für die letzteren dagegen bei näheren Verwandten anzutreffen sein. Diese Organe bilden werthvolle Objecte, da aus ihnen selbst auf weitere Entfernungen hin phylogenetische Beziehungen sich nachweisen lassen.

§ 7.

Die vergleichende Anatomie ordnet sich die Ontogenie unter, indem sie die im Laufe der individuellen Entwickelung der Thiere auftretenden Organisations-Erscheinungen nicht blos auf den vollendeten Zustand des Organismus, sondern auf definitive Einrichtungen anderer Organismen bezieht. Die vergleichende Anatomie erklärt die Erscheinungen der Ontogenie. Wenn letztere, für sich behandelt, nicht über das Niveau einer beschreibenden Disciplin sich erhebt, und damit je nach der Genauigkeit ihrer Forschung nur den Werth von thatsächlichem Material besitzt, so empfängt sie durch die Verbindung mit der vergleichenden Anatomie wissenschaftliche Bedeutung. Ihre an sich unverständlichen, oder, weil nur auf die späteren Befunde der Organisation bezogen, nur in metaphysischem Sinne teleologisch erfassbaren Thatsachen, stellen sich durch die vergleichende Anatomie in Zusammenhang mit bekannten Erscheinungen anderer Organismen und sind dadurch phylogenetisch erklärbar. Zeigt sich so für die Ontogenie die Nothwendigkeit genauer Kenntniss der vergleichenden Anatomie, so kann die letztere ebensowenig der ersteren entbehren, denn aus ihr gewinnt sie Licht für die niederen Zustände der Organisation. In demselben

Maasse und auf die gleiche Art wie die Ontogenie die Phylogenie begründen hilft, dient sie auch zur Förderung der vergleichenden Anatomie.

Man hat zuweilen der vergleichenden Anatomie eine »vergleichende Embryologie«, freilich zunächst noch als blosse Aufgabe, gegenübergestellt. Eine solche »vergleichende« Ontogenie wird ebenso wie jede singuläre Ontogenie die Organisation der ausgebildeten Zustände mit in Betracht nehmen müssen, also ohne vergleichende Anatomie zu keinem wissenschaftlichen Ziele führen.

§ 8.

Die Beziehungen jedes Organismus zu der Aussenwelt, in der er lebt, von der er Stoffe entnimmt und an die er wiederum solche abgibt, bedingen einen Einfluss der Aussenwelt auf den Organismus. Dieser Einfluss erscheint wirksam in Veränderungen des Organismus, welche auf eine letzterem inhärirende V e r ä n d e r l i c h k e i t rückschliessen lassen.

Die Veränderlichkeit tritt als Anpassungsfähigkeit auf, welche in ihrer Aeusserung auf die ererbte Organisation modificirend, ja umgestaltend einwirkt.

Der Organismus verändert sich den Bedingungen gemäss, welche auf ihn einwirken. Die hieraus entstehenden A n p a s s u n g e n sind als allmähliche, aber stetig fortschreitende Veränderungen der Organisation zu denken, welche während des individuellen Lebens der Organismen erzielt werden, sich durch Vererbung in Generationsreihen forterhalten und auf dem Wege der natürlichen Züchtung sich weiter ausbilden. Das von den Vorfahren Erworbene wird für die Nachkommen Ererbtes. Anpassung und Vererbung erscheinen dadurch in Wechseläusserung, die erstere repräsentirt das umgestaltende, die letztere das conservative Princip. Die unendliche Mannichfaltigkeit der Organisations-Erscheinungen ist demgemäss von Anpassungen ableitbar.

Die Anpassung wird durch eine Veränderung der Leistung der Organe eingeleitet, so dass also die p h y s i o l o g i s c h e B e z i e h u n g der Organe hier die Hauptrolle spielt. Da die Anpassung nur der materielle Ausdruck jener Veränderung der Function ist, wird die Modification der Function ebenso wie ihre Aeusserung als ein allmählich sich vollziehender Vorgang zu denken sein. Die Anpassung wird daher in ihren Resultaten meist erst in langen Generationsreihen wahrnehmbar sein, während die Vererbung an jeder Generation sich kund gibt. Entzieht sich damit die Anpassung als Vorgang der directen Beobachtung, so ist sie nicht

minder sicher erschliessbar durch die Vergleichung. Wenn wir z. B. bei fleischfressenden Säugethieren eine einfache Magenbildung antreffen, bei Pflanzenfressern dagegen complicirtere, besonders bei jenen, die grosse Massen Futterstoffe aufnehmen, wie z. B. die Wiederkäuer, so werden wir die hier bestehende Complication der Magenstructur als eine durch die Nahrung bedingte Veränderung, als eine Anpassung an die Ernährungsweise beurtheilen, und wenn uns ferner die Ontogenie bei Wiederkäuern in frühen Entwickelungsstadien eine einfache, erst allmählich in den complicirteren Zustand sich umbildende Magenform entgegentritt, so bestätigt uns die Ontogenie die aus der Vergleichung gewonnene Auffassung. In vielen Fällen ist der Einfluss der Anpassung auf die Organisation auch unmittelbar zu beobachten, z. B. bei manchen Amphibien erhalten sich die während des Jugendzustandes ausgebildeten Kiemen auch später in Function, wenn dem Thiere die Gelegenheit fehlt aus dem Wasser zu gelangen, und umgekehrt gehen die Kiemen bei solchen, deren nächste Verwandte im Wasser lebend stets die Kiemen behalten, eine Rückbildung ein, wenn das Thier seinen Aufenthalt im Wasser mit dem auf dem Lande vertauscht hat. Dort ist die Ausbildung, hier die Rückbildung eine Anpassungs-Erscheinung.

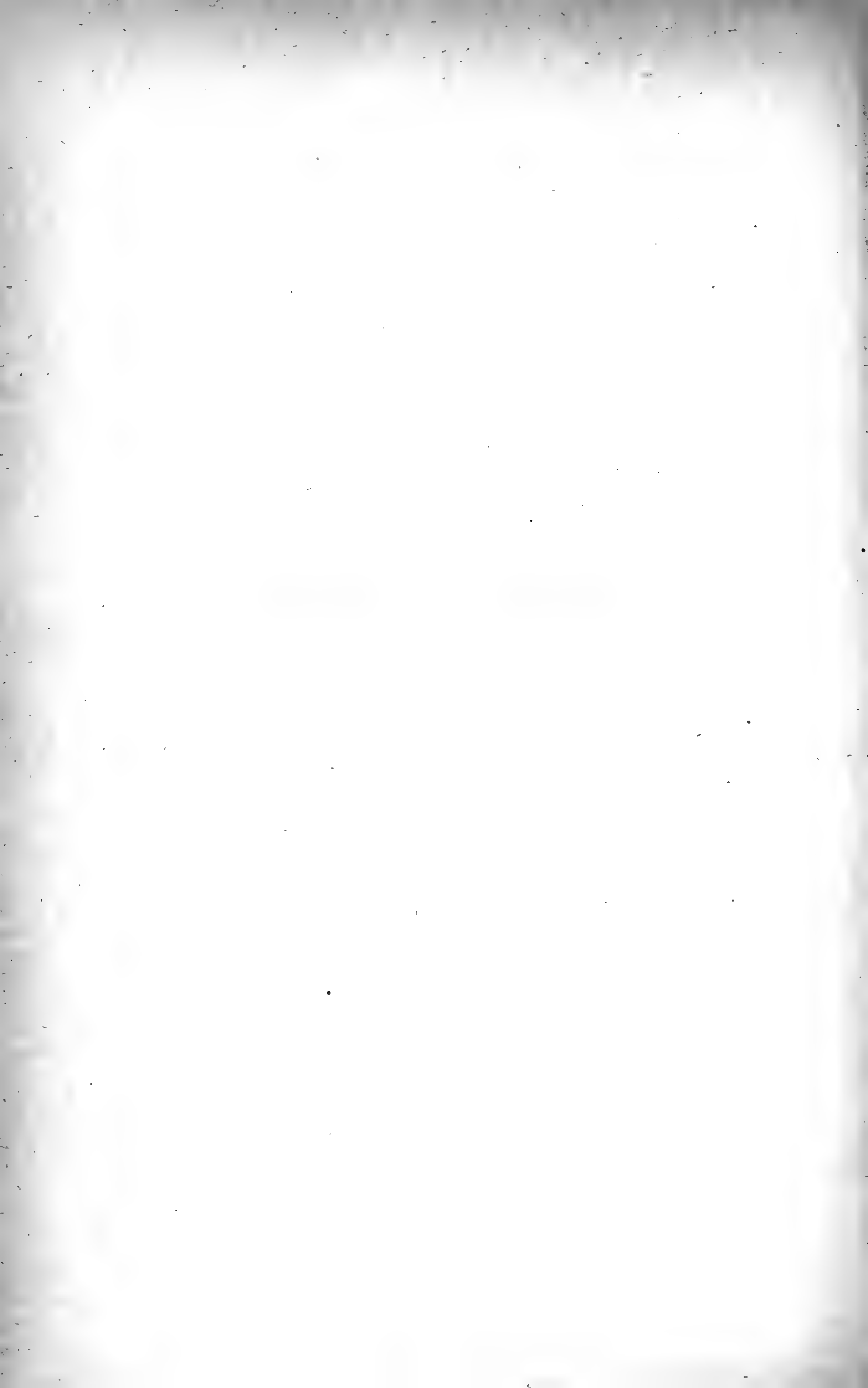
§ 9.

Durch die allmähliche Modification der Leistung eines Organes kann dasselbe so umgestaltet werden, dass es in functioneller Hinsicht ein neues wird, und dann einer ganz anderen physiologischen Organkategorie sich einreiht. Diese Thatsache ist von bedeutender Tragweite, weil sie das Auftreten neuer Organe erklären hilft, und dadurch den der Entwickelungslehre gemachten Einwand beseitigt: dass ein neues Organ doch nicht sofort in dem ganzen Umfange seiner Function erscheinen könne, dass es also bei allmählichem Entstehen in den ersten Zuständen dem Organismus noch nicht dienen könne, und damit undenkbar sei. Jedes Organ, für welches dieser Einwand den Schein einer Berechtigung hat, ist nachweisbar mit einer von der späteren Function verschiedenen Bedeutung aufgetreten. So ist z. B. die Lunge der Wirbelthiere durchaus nicht als Respirationsorgan entstanden, vielmehr hatte sie bei den durch Kiemen athmenden Fischen einen Vorläufer in der Schwimmblase, die zu der Athmung anfänglich keine Beziehungen besitzt. Selbst da, wo die Lunge als Athmungsorgan erscheint (Dipnoi, viele Amphibien), ist sie solches noch nicht ausschliesslich, sondern

theilt jene Function mit den Kiemen. Das Organ ist also hier im Stadium der Umwandlung zum Athmungsorgan begriffen, und verknüpft die ausschliesslich respiratorischen Lungen mit den Schwimmblasenbildungen, die zunächst wohl in hydrostatischer Function verwendet als Ausbuchtungen des Darmrohrs hervorgingen.

Die erste Function des durch Anpassung an neue Beziehungen geänderten Organes ist meist eine niedere, für den Organismus minder wichtige, im Vergleiche zur erlangten neuen Function, so dass das Organ damit auf eine höhere Stufe tritt. In anderen Fällen erscheint der Werth der primären Function deshalb geringer, weil er von anderen gleichartigen Organen getheilt wird. Die Rückbildung eines Theiles gleichwerthiger Organe erhöht also den Werth der bestehenbleibenden, indem sie die höhere Ausbildung derselben bedingt.

Allgemeiner Theil.



Bau des Thierleibes.

Von den Organen.

§ 10.

Im lebenden Körper kommt eine Anzahl von Leistungen des materiellen Substrates in Betracht, durch welche die als Leben aufgefasste Erscheinungsreihe bedingt wird. Derselben liegen chemisch-physikalische Processe zu Grunde, die mit einer beständigen Umsetzung des Materials einhergehen und daher den Stoffwechsel hervorrufen. Der Körper ernährt sich, indem er das durch den Stoffwechsel verbrauchte Material durch von aussen her aufgenommenes Neues ersetzt, indem er dasselbe assimilirt. Die theils mit den Nahrungsstoffen aufgenommenen, theils durch den Stoffwechsel erzeugten, im Organismus nicht mehr verwendbaren Substanzen werden nach aussen entfernt. Daraus resultirt die excretorische Thätigkeit. Wenn die Menge des assimilirten Materials jene des ausgeschiedenen überwiegt, geschieht eine Volumsvergrösserung des Körpers, er wächst. Damit erfüllt er die erste Bedingung zur Production desjenigen Materials, aus dem ein neuer, ihm gleichartiger Organismus hervorgeht, und eben dadurch steht mit der Ernährung auch die Fortpflanzung in engem Zusammenhange.

Mit der Aussenwelt ist der Körper zunächst durch seine Oberfläche in Verbindung. Sie vermittelt ihm die Beziehungen zum umgebenden Medium. Formveränderungen der Oberfläche erscheinen als Bewegungen und lassen die Locomotion entstehen. Und ebenso vermittelt die Oberfläche Wahrnehmungen der Aussenwelt, Empfindungen.

Die jenen Vorgängen vorstehenden Theile des Körpers sind die Werkzeuge der Lebensäusserung, Organe. Der Körper wird durch sie zum Organismus, und wenn wir auch solche Körper als Organismen bezeichnen an denen keine Organe im einzelnen gesondert bestehen, so geschieht es, weil da die virtuelle Existenz von Organen durch die thatsächlichen Lebensäusserungen vorauszusetzen ist. Der Begriff Organismus wird also hier nicht im anatomischen, sondern im physiologischen Sinne gebraucht.

Im einfachsten Zustande des Organismus sind die Lebens-Erscheinungen an die den Körper darstellende gleichartige Substanz geknüpft, welche gleichmässig alle jene Einzelvorgänge vermittelt. Der Körper repräsentirt daher nur potentia eine Summe von Organen, die erst auf-

treten, wenn die Einzelverrichtung nicht mehr von jedem Theile des Körpers besorgt wird. Das Verhalten, welches in jener Beziehung die einfacheren Organismen dauernd zeigen, besitzen complicirtere nur vorübergehend.

Die Complication des Organismus entsteht durch einen Sonderungsvorgang der die physiologischen Leistungen des ursprünglich gleichartigen Körpers auf einzelne Theile überträgt. Die Leistung wird dann entweder von einer grösseren Zahl discreter, aber unter sich gleichartiger Theile vollzogen, oder die Einzeltheile gestalten sich unter sich ungleichartig. Im ersten Falle ist die Theilung der Arbeit eine quantitative, im letzteren wird sie qualitativ, und die Sonderung der Einzeltheile entspricht auch einer Verschiedenartigkeit der Verrichtung. Je nach dem Grade, in welchem sich die zuerst am indifferenten Körper auftretende Sonderung oder Arbeitstheilung an den Organen wiederholt, entstehen fernere Complicationen, die ein stufenweises Weiterschreiten erkennen lassen. Daraus leitet sich ein verschiedener Werth der Organe ab, und es wird nothwendig an letzteren höhere und niedere Zustände zu unterscheiden. Die aus dem ersten indifferenten Zustande des Körpers hervorgehenden Organe können als Elementarorgane unterschieden werden. Es sind Organe niederer Ordnung jenen gegenüber, die sich aus ihnen weiter hervorbilden und zusammensetzen, und die als Organe höherer Ordnung aufzufassen sind.

Elementarorgane (Plastiden Häckel).

Von der Zelle.

§ 11.

Die lebende Materie erscheint in ihrer einfachsten Form als eine eiweisshaltige, als Plasma oder Protoplasma bezeichnete Substanz, die mit unseren gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln sich durchaus gleichartig darstellt. Diese Materie tritt in Gestalt kleiner Klümpchen auf. In solchem Zustande treffen wir die einfachsten Organismen. Während bei der gleichartigen Beschaffenheit des Protoplasma, in welchem höchstens noch Körnchen als nicht assimilirte Theile bemerkbar sind, für jene einfachsten Formen eine Abgrenzung nach aussen durch gesonderte Hüllbildungen nicht besteht, kommt auf einer weiteren Stufe eine Umhüllung zu Stande, die aus einer chemisch-physikalischen Veränderung der äussersten Schichte hervorgeht. Dadurch wird das mit allen Lebenserscheinungen und somit auch mit Bewegung ausgestattete Protoplasma von einer mehr oder minder starren Hülle umschlossen, welche die Veränderlichkeit der Gestalt aufhebt, und eine bestimmte Form bedingt. Solche Gebilde können auch in die Zusammensetzung von Organismen eingehen, wie dies bei vielen niederen Pflanzen der Fall ist. Form-

elemente dieser Art sind von Häckel als Cytoden bezeichnet, und dadurch von einer andern, weiter gesonderten Abtheilung mit Recht unterschieden worden.

Bei dieser tritt im Protoplasma ein scharf abgegrenztes festeres Gebilde auf, das man als Kern (Nucleus) bezeichnet. Es ist das Product des ersten Sonderungsvorganges des Protoplasma. Im Kern erscheint in der Regel ein kleines Körperchen (Nucleolus). Im Gegensatze zum Protoplasma ist der Kern nicht contractil, theilt übrigens nicht nur die meisten Lebenserscheinungen des ihn umgebenden Protoplasma, sondern gibt sich auch häufig als Regulator derselben zu erkennen, indem er viele Erscheinungen einleitet. Solche mit einem »Kerne« versehene Protoplasmaklümpchen nennt man Zellen (Cellulae). Auch diese Gebilde können in diesem Zustande selbständige Organismen vorstellen, die man als »einzellige« bezeichnet. Indem die Zellen durch Vermehrung Complexe bilden, gehen mehrzellige Organismen hervor. Deren kleinste nicht weiter mehr in gleichartige Gebilde zerlegbare Theile sind Zellen, die daher als Formelemente jener Organismen erscheinen. Dasselbe gilt auch von dem einfacheren Zustande, den Cytoden. Während diese aber ein beschränkteres Vorkommen besitzen, finden wir die Zellen in grösserer Verbreitung im Pflanzenreiche, und als die ausschliesslichen Formelemente im Thierreiche.

§ 12.

Im indifferenten Zustande, d. i. so lange noch nicht zum Aufbau von bestimmten neuen Bildungen Veränderungen in bestimmter Richtung vor sich gingen, erscheinen die Zellen aller thierischen Organismen von wesentlich gleicher Beschaffenheit. Wir unterscheiden an ihnen erstlich das die Hauptmasse des Körpers der Zelle darstellende Protoplasma, und zweitens das vom Protoplasma umgebene, von ihm differente, meist festere Gebilde, den Zellenkern. Die Theilnahme des letzteren an mannichfachen Lebenserscheinungen der Zelle lässt ihn für einen keineswegs untergeordneten Theil des Zellenkörpers ansehen. Zu diesen Theilen der Zelle hat man — früher allgemein — noch eine Membran gerechnet, welche vom Protoplasma als dem »Zelleninhalte«, verschieden, dasselbe umhüllen sollte, und daraus ist die Vorstellung von der »Bläschenform« der Zelle entstanden.

Wenn auch nicht in Abrede gestellt werden kann, dass bei vielen Zellen vom Protoplasma differirende Umhüllungen vorkommen, so treffen diese Zustände sich doch niemals im frühesten Leben der Zelle, sondern sind immer das Resultat einer vorgeschrittenen Umwandlung und eines Ueberganges der Zelle in die differente Form.

Von den Lebensäusserungen der Zellen sind automatische Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Zelle so verbreitet, dass sie sich immer bestimmter als eine Eigenschaft aller nicht weiter

differenzirten, somit bezüglich ihres Protoplasma metamorphosirten Zellen herausstellen. An freien, nicht von starren Membranen umschlossenen Zellen bewirkt die Erscheinung eine Ortsveränderung der Zelle. Auch an nicht freien Zellen kann die Bewegung beobachtet werden, theils in einem Gestaltwechsel der Oberfläche, theils an der Lageveränderung im Protoplasma befindlicher fester Körnchen. Dass dem Protoplasma auch Eigenschaften innewohnen, die wir auf Empfindung deuten können, geht aus vielen Versuchen und Beobachtungen, wie z. B. der in nicht seltenen Fällen nachweisbaren Reaction gegen Reize hervor.

Ferner beobachten wir an der Zelle die Ernährung, zuweilen sogar eine sichtbare Aufnahme von Stoffen ins Protoplasma, und als Ausdruck der Ernährung gibt sich das Wachsthum der Zelle kund. Diese allen noch indifferenten Zellen gemeinsame Erscheinung spricht sich in der Vergrösserung des Protoplasmakörpers durch Assimilirung von aussen her aufgenommener Stoffe aus. Das Wachsthum kann ein gleichmässiges für die ganze Zelle sein, indem diese sich nach allen Axenrichtungen vergrössert, und so trifft es sich regelmässig in den Jugendzuständen der Zelle und lässt während dieser Zeit die Gestalt der Zelle, wo nicht Bewegungserscheinungen oder äussere Einwirkungen sie modificiren, unverändert in der sphärischen Form fortbestehen. Andernfalls ist es ungleichmässig und wird dann bei der Vergrösserung in der Richtung Einer Axe längliche oder bei der Vergrösserung in der Richtung mehrerer Axen sternförmige Bildungen hervorbringen. Solche ungleichmässige Wachsthumsverhältnisse sind in der Regel von Differenzirungen der Zelle begleitet, sie leiten daher zum Uebergang der Zelle in Gewebe.

§ 13.

Das Wachsthum der Zelle bereitet eine andere Erscheinung vor, nämlich die der Fortpflanzung, und ist mit ihr unzertrennlich verbunden, denn die Vermehrung ist nur ein über das Individuum hinausgehendes Wachsthum. Die Vermehrung der Zellen kann auf mehrfache Art vor sich gehen. Indem der Zellenleib einseitig auswächst, bildet sich eine Sprosse, die durch allmähliche Volumzunahme und Ablösung vom Mutterkörper zu einer neuen, freien Zelle wird. In der Zahl der an einer Zelle hervorsprossenden jungen Zellen kann die Erscheinung variabel sein, und nach dem Verhalten des Kernes der Mutterzelle Modificationen aufweisen. Diese Vermehrung durch Sprossenbildung geht ohne scharfe Grenze in die am meisten verbreitete Art der Vermehrung, nämlich jene durch Theilung über. Während bei der Sprossung das Charakteristische darin liegt, dass die sich bildende Zelle bei ihrem ersten Erscheinen bezüglich des Volums in einem Gegensatze zur Mutterzelle steht, der bei frühzeitiger Ablösung des Sprösslings gar nicht, bei späterer Trennung allmählich ausgeglichen wird, so sind die Producte

der Theilung nahebei oder vollständig einander gleich, so dass das Fehlen einer ausgesprochenen Volumsdifferenz keinen Unterschied zwischen beiden gestattet. Es ist klar, dass in demselben Maasse als die Grösseverschiedenheit zwischen beiden Vermehrungsproducten zunimmt, die Theilung der Sprossenbildung näher rückt, und dadurch wird die ganze Verschiedenheit zwischen Zellentheilung und Sprossung von der Menge des Protoplasma bedingt, welches von einer Zelle in eine andere aus dieser entstehende übergenommen wird. Der Unterschied tritt dadurch mehr auf die quantitative Seite. Die Theilung wird durch eine Theilung des Kernes eingeleitet, und in der Regel kann constatirt werden, dass die einzelnen Phasen der Kerntheilung den entsprechenden Theilungsstadien der Zelle vorangehen. In manchen Fällen jedoch scheint eine Neubildung des Kernes zu bestehen.

Ausser der Vermehrung durch Theilung oder durch Sprossenbildung ist keine Fortpflanzungsform der thierischen Zelle mit Sicherheit beobachtet, und ein grosser Theil der aufgestellten Arten der Zellvermehrung, wie die sogenannte endogene Zellbildung u. s. w. ist von der Theilung ableitbar. — Was die freie oder spontane Zellbildung betrifft, so ist wohl soviel gewiss, dass ihre Verbreitung nicht in dem früher angenommenen Maasse vorkommt.

Verbindet sich mit dem Wachsthum der Zelle eine Vermehrung des Kernes, ohne dass eine Sonderung des Protoplasma in einzelne den Kernen entsprechende Parthieen erfolgt, so kann das so entstandene Gebilde nicht als einzelne Zelle mehr aufgefasst werden. Es ist aber auch kein Complex von Zellen, da ein solcher die Existenz einer Mehrzahl discreter Zellen voraussetzen würde. Häckel hat daher diesen Zustand mit Recht als einen besonderen unterschieden und als Syncytium bezeichnet. Derartige Gebilde kommen fast in allen Abtheilungen der Thiere vor. Dasselbe Resultat wird erreicht durch die Concrescenz einer Anzahl von discreten Zellen, indem sie ihr Protoplasma in eine continuirliche Masse zusammentreten lassen, welche dann gleichfalls eine Anzahl von Kernen umschliesst.

Während das Protoplasma in der aufgeführten Erscheinungsreihe keine wahrnehmbaren constitutionellen Aenderungen erleidet, spricht sich durch eine andere Erscheinung eine Aenderung im Protoplasma aus, indem es in seiner chemischen Constitution enthaltene Stoffe abscheidet. Dieser Process der Abscheidung bietet verschiedene Verhältnisse dar. Einmal findet der Sonderungsvorgang im Innern des Protoplasmakörpers selbst statt, dann treten im Innern der Zelle der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Protoplasma fremde Theile auf. Sie können der mannichfaltigsten Art sein, z. B. Fett, Farbstoffe etc., auch in verschiedener Form, als Körnchen, Tröpfchen, Krystalle etc. vorkommen. In einem andern Falle geht diese Sonderung auf der Oberfläche des Protoplasma vor sich. Hier erscheint sie entweder in flüssiger Form, wobei die Continuität mit dem Protoplasma

verloren geht, oder sie findet in fester Form statt, und dann bleibt der Zusammenhang mit dem übrigen unveränderten Protoplasma mehr oder minder innig fortbestehen. Durch chemisch-physikalische Veränderungen entweder der ganzen Oberfläche des Protoplasma einer Zelle oder auch nur eines Theiles derselben entstehen vom übrigen Protoplasma verschiedene, differente Substanzen. Wir haben also hier Umwandlungen des Protoplasma vor uns, die man als Sonderungen, Differenzirungen, Abscheidungen des Protoplasma bezeichnet. Bei gleichartiger Bildung an der Peripherie der Zelle geht daraus das bereits oben als Zellmembran bezeichnete Gebilde hervor. Derselbe Vorgang führt aber auch zur Herstellung anderer Einrichtungen, die wir unten näher ins Auge fassen müssen.

Die Reihe von Lebensvorgängen, welche an einer Zelle sich äussern können, stimmen im Wesentlichen mit denen aller übrigen Organismen überein. Virtuell erscheint also auch die Zelle als Organismus. (Elementarorganismus; Brücke).

Von den Geweben.

§ 14.

Die Zelle stellt bei den von uns als Thiere betrachteten Organismen nur vorübergehend den gesammten Organismus vor, nämlich als Eizelle, die von den anderen in keinem wesentlichen Puncte sich unterscheidet. Diese Thatsache, dass mehrzellige Organismen aus einem einzelligen hervorgehen, lässt beide mit einander verknüpfen, indem sie zugleich darauf hinweist, dass die einzellige Form für die andere den Ausgangspunct bildete. Aus der Eizelle geht durch Theilung ein Multiplum von Zellen hervor, welche die Anlage des Thierleibes bilden. Diese besitzen nur in einem frühen Stadium der Entwickelung des Organismus Gleichartigkeit, und alle jene Eigenschaften, welche als für den Begriff der Zelle von Bedeutung hervorgehoben wurden. In späteren Zuständen bleibt nur ein Theil des von der Eizelle stammenden Materiales den primitiven Verhältnissen der Zelle nahe, während die Mehrzahl der Zellen sowohl formell und materiell, als auch demgemäss in den functionellen Aeusserungen sich ändert, und durchaus neue Verhältnisse eingeht.

Die neuen aus Aggregaten von gleichartig umgewandelten Zellen und ihren Derivaten gebildeten Complexe stellen die Gewebe vor. Der Entstehungsvorgang derselben beruht auf einem Verschiedenwerden, einer Differenzirung. Da jedem different gewordenen Zellenaggregate eine bestimmte, für den Organismus zu leistende Verrichtung zukommt, die vorher, beim Zustande der Indifferenz der Zellen, nicht an räumlich abgegränzte Theile geknüpft war, in dem frühesten Zustande des individuellen Organismus sogar nur durch Eine Zelle (Eizelle) be-

sorgt ward, so ist die Differenzirung eine Theilung der physiologischen Arbeit. Mit der anatomischen Complication treten neue Leistungen auf, es spalten sich die Functionen, indem die bei jeder Hauptleistung thätigen Einzelkräfte von besonderen, vorzugsweise oder auch ausschliesslich dazu umgebildeten Theilen geäussert werden.

In allen Fällen geht die gewebliche Differenzirung aus dem Protoplasma der primitiven Zelle vor sich. Weniger auffallend ist der Kern betheiligt, obschon auch an ihm häufig Veränderungen wahrnehmbar sind.

§ 15.

Die Gewebe zerfallen nach dem Verhalten der Zellen in mehrere grössere Abtheilungen, die ich als Epithelgewebe, Gewebe der Bindesubstanz, Muskel- und Nervengewebe aufführe. Die beiden ersteren bilden eine niedere Abtheilung, die man als vegetative Gewebe von den beiden anderen animalen Geweben unterscheiden kann. Der Unterschied beider Gruppen liegt in der Art der Differenzirung, indem die Differenzirungsproducte der ersten sich mehr passiv zum Organismus verhalten, indess die der andern in die Aeusserung der Lebenserscheinungen des Organismus selbstthätig eingreifen. Die vegetative Gewebsgruppe oder ihr analoge Gewebe finden ausserdem ihre grösste Verbreitung im Pflanzenreiche, indess die animale in letzterem fehlt und die für die Thiere charakteristischen Einrichtungen liefert. Alle anderen sonst noch unterschiedenen Gewebe sind entweder gar keine selbständigen Gewebe, sondern viel zusammengesetztere, aus Theilen verschiedener Gewebe bestehende Bildungen, oder es sind den einzelnen oben aufgeführten Kategorien unterzuordnende Gewebsformen oder sogar blosse Bestandtheile von solchen. Bei der Herbeiziehung aus mehreren Geweben bestehender Gebilde, als »zusammengesetzte Gewebe« u. dergl. löst sich der Begriff des Gewebes auf.

Epithelien.

§ 16.

Aneinandergelagerte Zellen, die in einfacher oder mehrfacher Schichtung Oberflächen des Körpers bedecken, werden als »Epithelien« bezeichnet. Das Epithelgewebe besteht somit einfach aus Zellen. Es ist dadurch von anderen unterschieden, dass bei ihm die Zelle ihre ursprünglichen Verhältnisse wenigstens in Bezug auf die Anlagerung beibehält, und dass es sowohl die Ueberzüge der äusseren Körperoberfläche bildet, wie auch die Auskleidung der Binnenräume des Leibes. Die Form der Epithelzellen ist sehr mannichfaltig und bietet Anhaltepuncte zur Unterscheidung vielartiger Bildungen.

Das Protoplasma der Epithelzellen ist sehr häufig nicht mehr gleichartig, sondern ist durch membranartige Verdichtung seiner äussersten Schichte eine Differenzirung eingegangen. Diese zeigt sich an mehrschichtigen Epithelien vorwiegend in den oberflächlicheren Lagen, indess in den tieferen die Membranlosigkeit der Zellen auf einen jüngeren Zustand hinweist. Eine andere Differenzirung besteht darin, dass die oberflächliche Schichte der Epithelzellen an der nach aussen oder gegen einen Binnenraum des Körpers gewendeten Fläche feine, bewegliche Fortsätze entwickelt, welche, während des Lebens der Zelle in Schwingungen begriffen, als Wimperhaare, Cilien, bezeichnet worden sind. Die Haare an diesen Flimmer- oder Wimperzellen finden sich bald einzeln, bald zu vielen beisammen, und entsprechen einer Differenzirung, da jene Bewegung nicht einfach von der bereits am Protoplasma bestehenden Contractilität geleistet wird. Indem bei niederen Organismen Wimperhaare vorübergehend sich bilden, um alsbald wieder eingezogen zu werden, und ihre Substanz mit dem Protoplasma zu verschmelzen, geben sie sich als Differenzirungen aus dem Protoplasma kund, und lassen ihre Bewegungserscheinungen aus einer mit den Bewegungen des Protoplasma gemeinsamen Quelle geflossen erkennen. Für die differenzirteren Formen der Wimperhaare hat die Nachweisbarkeit dieser Identität aufgehört, sie sind dem Protoplasma nicht mehr assimilirbar.

An den gleichen Flächen zeigen manche Epithelien noch eine andere Differenzirung. Wie die Membranbildung als eine in der gesammten Peripherie der Zelle zu Stande kommende Veränderung der oberflächlichen Protoplasmaschichte sich darstellt, so kann derselbe Vorgang, auf einen bestimmten Theil der Zelloberfläche beschränkt, aber intensiver entwickelt, zur Bildung einer partiellen Verdichtung der äussersten Protoplasmaschichte führen. An der nach aussen gekehrten Fläche jeder Zelle befindet sich dann eine verschieden dicke Lage einer vom Protoplasma differenten Substanz, die aber meist ohne scharfe Grenze mit demselben zusammenhängt.

Wenn die aus dem Protoplasma der Zellen in einer Schichte abgeschiedene Substanz sich noch weiter differenzirt, so dass der von jeder Zelle gelieferte Antheil mit dem der benachbarten inniger zusammenhängt als mit der Zelle selbst, so entstehen daraus homogene Membranen, Cuticulae. Sie werden eine Schichtung erkennen lassen, wenn ihre Absetzung eine ungleichmässige ist, und wenn allmählich noch weitere Veränderungen in ihnen stattfinden, so dass jeder neue Ansatz sich so von dem vorhergegangenen unterscheiden lässt. Je verschiedener der diese Cuticularbildungen zusammensetzende Stoff vom Protoplasma der Zellen ist, die ihn abgesetzt haben, um so weniger wird man ein unmittelbares Eingehen des Protoplasma in ihn annehmen können, und die Cuticularbildung stellt sich damit um so schärfer in die Reihe der Abscheidungen. Geht die Cuticularbildung nicht gleichmässig an der Oberfläche der einzelnen Zellen vor sich, so werden

von der absondernden Zellschichte Protoplasmafortsätze in die abgesonderte Schichte einragen, welche von entsprechenden Canälen (Porencanälen) durchsetzt wird.

§ 17.

Die absondernde Thätigkeit der Zellen ausgedehnter Epithelschichten kann auch tropfbarflüssige oder selbst gasförmige Stoffe liefern. Damit treten die Epithelien in andere Beziehungen zum Haushalte des Organismus, sie liefern nicht mehr zum Aufbaue des Organismus verwendete Substanzen, und dadurch wird zugleich der Uebergang zu jenem Zustande der Epithelialbildungen vermittelt, in welchem Theile von Epithelien als ein in bestimmter Richtung fungirendes Gewebe auftreten, welches man als Drüsengewebe bezeichnet. Da zwischen den zu Absonderungsorganen, Drüsen, verwendeten Zellencomplexen und den Epithelien, immer ein unmittelbarer Zusammenhang gegeben ist, der entweder beständig dauert, wie dies für die Mehrzahl der Drüsen gilt, oder doch für die Anlage der Drüse vorhanden ist, so stellt das Drüsengewebe nur eine durch Differenzirung entstandene Modification des Epithelialgewebes vor, und besteht wie dieses stets aus Zellen. Die Summe der zu einer Drüse verwendeten Epithelzellen ist sehr variabel. In einer Epithellage können einzelne Zellen, von den benachbarten ausgezeichnet, als Drüsenzellen fungiren, indem sie einen Stoff bilden und absondern, der von den anderen nicht geliefert wird. Daraus entstehen die einzelligen Drüsen. Vergrössert sich die absondernde Oberfläche, ohne dass das gesammte Epithel der Fläche dabei betheiligt ist, so geschieht das durch Wucherungen des Epithels unter die von ihm eingenommene Fläche, und so entstehen räumlich vom Epithel mehr oder minder sich entfernende Bildungen, Grübchen, Säckchen, Blindschläuche, die durch neue Wucherungen sich wieder compliciren können. Das der ursprünglichen Epithelschichte unterliegende Gewebe bildet, jenen Wucherungen folgend, Umhüllungen für dieselben, verhält sich aber dabei, wie complicirt auch Verästelungen und dergl. jene vom Epithel ausgehenden Wucherungen gestalten mögen, in demselben Sinne, wie vorher zur ebenen Epithelschichte.

Die Drüse erscheint also in der einfachsten Form als eine Einsenkung des Epithels in das unter diesem liegende Gewebe. Bei den ausgeprägteren Drüsenformen tritt an den in die Drüsenbildung eingegangenen Zellen eine fernere Differenzirung ein. Dieselben scheiden sich in solche, welche secerniren, somit eigentliche Drüsenzellen vorstellen, und in solche, welche den secernirenden Theil der Drüse mit der indifferent bleibenden Epithelschichte verbinden, und im Gegensatze zum secernirenden Abschnitte der Drüse, Epithelien der Ausführgänge vorstellen.

Das von den Drüsenzellen gelieferte Secret steht zu ersteren in

sehr verschiedenen Beziehungen. Es kann entweder im Innern der Zelle bleiben, und wird nur mit Zugrundegehen der Zelle in den Binnenraum der Drüse entleert, oder es wird von den Zellen ins Lumen der Drüse abgeschieden, ohne dass ein Bersten der Zellen dabei statthat. Im ersten Falle sind die Secrete entweder in Form von festen Concrementen oder in Gestalt von Körnchen und Tröpfchen in der Zelle aufgetreten.

Bindesubstanzen.

§ 18.

Die beim Epithelialgewebe zur Bildung homogener Membranen führende Erscheinung kann durch die Ausdehnung über die ganze Peripherie je einer Zelle, sowie durch fortgesetzte Wiederholung zu grösserer Bedeutung gelangen. Indem die von dem Protoplasma einer Summe von Zellen different gewordene Substanz zwischen den mit unverändertem Protoplasma versehenen Zellen allmählich sich vermehrt, werden die Zellen von einander geschieden, und es bildet sich ein Gegensatz aus zwischen der Zelle, dem Bildenden, und der Intercellularsubstanz, dem Gebildeten. Eine Anzahl im Grossen sehr verschiedener Gewebe zeigt jenes Gemeinsame im feineren Baue. Man bezeichnet sie mit dem Namen der Bindesubstanzen, da die Mehrzahl ihrer Formen zur Verbindung anderer Gewebe zu Organen oder Organsystemen, verwendet wird.

Die Verschiedenheiten der hierhergehörigen Gewebe gehen theils aus dem Verhalten der Zellen an sich, theils aus ihrem Verhältnisse zu der Intercellularsubstanz, theils aus der chemisch-physikalischen Constitution der Incellularsubstanz hervor, sind aber nicht überall gleich scharf ausgeprägt. Der letztere, räumliche Uebergänge der einen Gewebsform in die andere erkennen lassende Umstand, sowie die Thatsache, dass auch zeitlich solche Uebergänge stattfinden, bilden einen wichtigern Anlass zur Vereinigung als das durch mannichfache Verschiedenheiten wieder aufgewogene Gemeinsame des Baues. Die einzelnen hieher gehörigen Gewebe sind: 1) zelliges Bindegewebe, 2) Gallertgewebe, 3) faseriges Bindegewebe, 4) Knorpelgewebe, 5) Knochengewebe.

§ 19.

Das Bindegewebe ist in folgende Unterabtheilungen zu sondern.

1) Das zellige Bindegewebe (blasiges Bindegewebe nach Leydig) stellt die einfachste Form vor. Es wird aus rundlichen oder länglichen Zellen gebildet, die nur durch spärliche Intercellularsubstanz geschieden sind. Die letztere erscheint häufig in Form von Zellmembranen, welche die auseinanderliegenden Zellen sich unter sich verbinden lassen, indem sie benachbarten Zellen gemeinsam sind. In anderen

Fällen ist sie wieder reichlicher vorhanden, ohne dass sie gegen die Zellen vorherrscht. Die Differenzirung des Protoplasma von der Intercellularsubstanz zeigt sich auf verschiedenen Stufen. In grösserer Verbreitung findet sich dieses Gewebe bei Gliederthieren und Mollusken. Bei Wirbelthieren setzt es die Chorda dorsalis zusammen.

2) Das Gallertgewebe (Schleimgewebe) zeichnet sich durch die weiche, gallertige Beschaffenheit der Intercellularsubstanz aus, die meist glasartig durchscheinend sich darstellt. In der letztern liegen bald rundliche von einander völlig getrennte, bald spindelförmige oder verästelte Zellen, welche häufig mit ihren Fortsätzen mit einander vereinigt sind. Auch Stränge von Zellen kommen vor. So kommt ein feines, die Gallerte durchziehendes Netzwerk zu Stande, dessen Bälkchen in weiterer Differenzirung fester werden und sogar in feine Fasern zerfallen können. Auch an der Intercellularsubstanz tritt zuweilen eine solche Sonderung auf.

3) Faseriges Bindegewebe stellt eine weitere Entwickelungsstufe der vorhergehenden Gewebsform vor. Die Formelemente erscheinen als längliche oder verästelte Zellen, die in eine aus Faserzügen und Bündeln bestehende Intercellularsubstanz eingebettet sind. Letztere ist zum grossen Theil aus einer Sonderung von Seite der Zellen entstanden, wie aus der Entwickelung des Gewebes hervorgeht. Auf dieselbe Weise ist auch zu ersehen, dass ein Theil des Fortsätze aussendenden Protoplasma sich unmittelbar in Fibrillen und Faserbündel differenzirt, die wieder von der früher gebildeten mehr oder minder homogenen Intercellularsubstanz sich gesondert zeigen. Die Faserung der Intercellularsubstanz zeigt sowohl bezüglich der Dicke ihrer Gebilde als auch der Verlaufsrichtung viele Verschiedenheiten. Die Anordnung der meist wellig gebogenen Fasern ist bald parallel, bald netzförmig, und dem entspricht in den früheren Zuständen die Lagerung der Zellen und ihrer Ausläufer.

Nach der Beschaffenheit der Intercellularsubstanz unterscheidet man lockeres und straffes Bindegewebe, letzteres wird auch als »Sehnengewebe« bezeichnet, wenn die Faserzüge dabei eine parallele Anordnung darbieten. Ausser der Differenzirung in Fibrillen, die bei Behandlung mit Säuren und Alkalien aufquellen, zeigt sich in der Intercellularsubstanz des faserigen Bindegewebes noch eine andere Faserform, welche gegen jene Agentien grösseren Widerstand leistet, und wegen ihrer elastischen Eigenschaft als »elastisches Gewebe« bezeichnet wird. Dasselbe ist wegen seiner Beziehung zur Intercellularsubstanz keine selbständige Gewebsform, sondern nur eine Modification des Bindegewebes.

Da, wie oben bemerkt, ein Theil der Intercellularsubstanz durch spätere Differenzirung des Protoplasma der Zellen entsteht, so stellen die im ausgebildeten Bindegewebe vorhandenen Formelemente nur die Reste der ursprünglichen Zellen vor. Je nach der Menge des verbrauchten, in Fasergebilde übergeführten und damit der Intercellular-

substanz einverleibten Protoplasma ist der Kern der Bindegewebszellen von verschieden grossen Mengen Protoplasma umgeben, oder es ist alles Protoplasma verschwunden, wie aus dem Vorkommen blosser Kerne in den Faserzügen von Bindegewebe hervorgeht. Wo noch Protoplasma sich sammt dem bezüglichen Kerne forterhält, wo also noch eine Zelle nach dem oben aufgestellten Begriffe vorhanden ist, kann diese wieder neue Veränderungen eingehen, die so vielartig sind, dass das Bindegewebe dadurch sich zu dem an Differenzirungserscheinungen reichsten Gewebe gestaltet.

§ 20.

4) Knorpelgewebe wird durch Zellen charakterisirt, die in eine festere Intercellularsubstanz sich einlagern. Die Zellen besitzen nur in selteneren Fällen Ausläufer, in der Regel weichen sie von der runden Grundform wenig ab, oder sind oval oder spindelförmig verlängert. Die Intercellularsubstanz ist in verschiedener Menge vorhanden. Ihre grössere Rigidität gibt einen Unterschied von jenen Formen des Bindegewebes, die gleichfalls einfache Formelemente bei gleichartiger Intercellularsubstanz besitzen. Durch jenes Verhalten ist das Knorpelgewebe geeignet, als Stützapparat zu fungiren. Bei sehr spärlich vorhandener Intercellularsubstanz sind die Zellen vorherrschend, und erstere erscheint dann in Form von dünnen Membranen, woraus sich ein unmittelbarer Anschluss an das blasige Bindegewebe ergibt.

Nimmt die Intercellularsubstanz zu, so ist sie entweder gleichartig (hyaliner Knorpel), oder sie ging ganz nach Art des Bindegewebes, fernere Differenzirungen ein, die aber das Verhältniss zu den Zellen wenig berühren. Ein Zerfallen der Intercellularsubstanz in Fasern liefert den Faserknorpel, das Auftreten elastischer Netze in derselben lässt elastischen Knorpel hervorgehen. Durch allmähliche Umänderungen der Intercellularsubstanz sowie der Zellen geht das Knorpelgewebe in faseriges Bindegewebe über und deutet so auf eine engere Zusammengehörigkeit dieser Formen hin. Auch die Zellen bieten in einzelnen Fällen bedeutendere Modificationen, indem sie verlängert sind, oder sternförmige Ausläufer zeigen, welche mit benachbarten zusammenhängen (z. B. bei manchen Selachiern oder, noch reicher entfaltet, bei manchen Cephalopoden).

Die Intercellularsubstanz des Knorpelgewebes ist immer von dem Protoplasma der in ihren Höhlungen liegenden Knorpelzellen unterschieden. Nichts destoweniger ist die letztere als ein Abscheidungsproduct der Zellen anzusehen, welches eben durch Sonderung aus dem Protoplasma hervorging. Nicht selten zeigt sich am hyalinen Knorpel die von einer Zelle abgesonderte und mit dieser Differenzirung ausserhalb des Organismus der Zelle liegende, somit intercelluläre Substanz in Form einer die Zelle kapselartig umgebenden Schichte, die man früher

als eine zur Zelle gehörige Zellmembran ansah. Indem für ganze, aus Theilung Einer Zelle entstandene, mehrfache Generationen vorstellende Gruppen von Zellen häufig solche »Kapseln« nachweisbar sind, hat man darin Mutter- und Tochterzellen etc. erblickt, und die Erscheinung als endogene Zellbildung gedeutet. In der That sind jene »Kapselsysteme« nur der Ausdruck von nicht homogenisirten Abscheidungen mehrfacher, aus einander hervorgegangenen Zellengenerationen. Der ganz allmähliche Uebergang von Knorpelgewebe, welches solche Kapseln erkennen lässt, in Gewebe mit völlig homogener Intercellularsubstanz lehrt, dass wir es hier nur mit verschiedenen Differenzirungszuständen einer und derselben abgesonderten Substanz zu thun haben, bei der der erste Zustand durch eine in zeitlichen Intervallen erfolgte, der zweite durch eine gleichmässig ablaufende Abscheidungsthätigkeit der Zelle entstand.

In der chemischen Beschaffenheit des Knorpelgewebes scheinen sehr differente Verhältnisse obzuwalten, und wenn man auch, z. B. für den Knorpel der Wirbelthiere »Chondrin« als das Constituens der Intercellularsubstanz aufstellen könnte, so entfernen sich die Intercellularsubstanzen anderer Knorpel weiter davon und nähern sich mehr dem »Chitin«.

§ 21.

5) Knochengewebe. Diese festeste Form der Bindesubstanzen besteht aus einer mit Kalksalzen verbundenen organischen Intercellularsubstanz, in welcher Zellen mit anastomosirenden feinen Ausläufern vorhanden sind, oder sie wird durch eine feste, der vorigen gleiche Grundsubstanz dargestellt, in welcher keine ganzen Zellen, sondern nur deren Ausläufer vorkommen, die sie in Gestalt feiner Canälchen durchziehen. Es sind demnach zwei Formzustände des Knochengewebes auseinander zu halten. In die Zusammensetzung des einen gehen Zellen ein, die bei dem andern nur feine Fortsätze in die Porencanäle der festen Grundsubstanz aussenden.

Das Gewebe mit Knochenzellen ist das verbreitetste; es findet sich in den Skeletbildungen aller Wirbelthierklassen, während das Knochengewebe mit blossen Canälchen im Skelete mancher Fische sich vorfindet, und sonst eine allgemeine Verbreitung nur in den Zahnbildungen aller Wirbelthierabtheilungen hat.

Die Genese des Knochengewebes klärt die Beziehungen der Intercellularsubstanz zu den Zellen auf. Die zelleneinschliessende Form kann auf eine zweifache Weise entstehen. Einmal durch Verknöcherung von Bindegewebe. Indem dessen Intercellularsubstanz durch Verbindung mit Kalksalzen sklerosirt, werden die in ersterer vorhandenen Zellen zu Knochenzellen, die sich mit ihren Ausläufern durch Porencanäle in der Intercellularsubstanz unter einander in Verbindung setzen. Zweitens entsteht dasselbe Gewebe dadurch, dass indifferent erscheinende Zellen eine sklerosirende Substanz abscheiden, die lamellenartig

geschichtet sich ablagert, und in welche die absondernden Zellen feine Protoplasmafortsätze einschicken. Indem einzelne der absondernden Zellen ihre Thätigkeit sistiren, während die ihnen benachbarten darin fortfahren, kommen sie allmählich in eine Schichte von Intercellularsubstanz zu liegen, die sie fernerhin umschliesst und sie so zu Knochenzellen umwandelt. Durch feine Fortsätze stehen die Zellen der absondernden Schichte (Osteoblasten) mit den bereits eingeschlossenen Zellen (Knochenzellen) in continuirlichem Zusammenhange und dadurch ist jede der ersteren befähigt, zu einer Knochenzelle zu werden.

Eine ganz analoge Entstehungsweise besitzt die andere Form des Knochengewebes, soweit ihre Geschichte aus der Entwickelung des Zahnbeines genauer bekannt ist. Auch hier sondert eine Zellenschichte eine sklerosirende Substanz ab, in welche die Zellen zugleich Ausläufer senden, welche somit wieder Porencanäle durchziehen. Anstatt aber nach und nach in diese extracelluläre Substanz einzutreten, bleiben die Zellen stets ausserhalb derselben, und stehen mit denselben nur durch ihre Ausläufer in Verbindung. Die abgeschiedene Substanz ist also von feinen parallelen Canälchen durchzogen (sogenannte Zahncanälchen, da sie im Zahnbein zuerst bekannt wurden). Diese Form des Knochengewebes verknüpft sich trotz des differenten Verhaltens der Erscheinung im späteren Zustande doch sehr innig mit der ersten Form, indem sie wie diese ihre Intercellularsubstanz durch Abscheidung von Zellen entstehen lässt. Noch inniger wird die Verbindung, wenn man den ersten Vorgang ins Auge fasst. In beiden Fällen wird eine homogene durch Kalkverbindungen sklerosirende Substanz abgesondert, in welche die sie liefernden Zellen ihre Ausläufer absenden. Schreitet dieser Vorgang in gleicher Weise, wie er begonnen, weiter, so dass nie eine ganze Zelle in die abgesonderten Schichten tritt, so führt er zur Bildung von jenem Knochengewebe, das nur von feinen Porencanälchen in meist parallelem Verlaufe durchzogen ist. Bleiben einzelne der absondernden Zellen allmählich in der abgesonderten Substanz zurück, so wird letztere zu einer Knochenzellen umschliessenden Intercellularsubstanz, und bildet so die andere Form des Knochengewebes.

Muskelgewebe.

§ 22.

Sowohl im Epithelialgewebe wie in den Geweben der Bindesubstanzreihe ist das Differenzirungsproduct des Protoplasma starr, oder entbehrt doch des Contractilitätsvermögens. Mit dem Auftreten einer höher potenzirten contractilen Substanz als einem Sonderungsproducte des Protoplasma entsteht ein neues Gewebe, das als contractiles oder Muskelgewebe bezeichnet wird. Die Contractilität äussert sich aber nicht mehr automatisch, sondern nur auf Reize, die dem Gewebe vom

Nervensystem zufliessen. Dadurch sind die contractilen Formelemente des Muskelgewebes von der indifferenten, durch ihr Protoplasma gleichfalls contractilen Zelle wesentlich unterschieden. Sie setzen die Existenz eines anderen Gewebes, des Nervengewebes voraus, sowie dieses wiederum jenes bedingt.

Hinsichtlich des specielleren Verhaltens scheiden sich die Formelemente des Muskelgewebes in zwei Abtheilungen. Die eine besteht aus einfacher gestalteten Zellen, die andere wird durch Fasern dargestellt, welche entweder durch die Vereinigung einzelner Zellen, und so aus Zellen-Aggregaten hervorgehen, oder bei denen eine Vermehrung des Kernes auf die Bildung von Syncytien hinweist. In beiden ist das indifferent gebliebene Protoplasma in geringer Quantität und von untergeordneter Bedeutung für die Leistung des Formelements.

In jeder Abtheilung kann durch weitere Differenzirung der contractilen Substanz ein höherer Zustand der Faser sich ausbilden.

1) Die erste Form bilden zunächst die sogenannten glatten Muskelfasern oder contractilen Faserzellen. Es sind spindelförmige, oft sehr langgestreckte und dann bandartig erscheinende Zellen, an denen von dem indifferenten Protoplasma entweder gar nichts mehr, oder nur ein in der Längsaxe oder an der Peripherie der Zelle liegender Rest sich forterhält. In allen Fällen umschliesst der letztere auch den Kern. Die contractile Substanz ist homogen und wird äusserlich von einer oft nur schwer darstellbaren Membran abgegrenzt. Die Reaction dieser Muskelfasern auf den Nervenreiz erfolgt langsam.

Durch Differenzirung der contractilen Substanz in einfach und doppelt lichtbrechende Theilchen erscheinen die Fasern quergestreift, und daraus entsteht ein Theil des Gewebes, das man als quergestreiftes Muskelgewebe bezeichnet. Zwischen diesem, so weit es aus einfachen, je aus einer Zelle hervorgegangenen Fasern besteht, und dem mehr homogenen Fasergewebe finden sich vielfache Uebergangsformen.

2) In der andern Form des Muskelgewebes werden die Elementartheile aus Zellenaggregaten oder aus Syncytien gebildet. Sie entstehen, wie es scheint, immer durch Auswachsen einer Zelle unter Vermehrung des Kernes, so dass sie von einer fortgesetzten unvollkommenen Theilung einer Zelle abgeleitet werden können. Es sind entweder Gebilde, bei denen die contractile Substanz in Gestalt eines Cylinders erscheint, der aussen von einer homogenen Membran (dem Sarkolemma) umhüllt wird, und in seiner Axe mehrfache Kerne mit Protoplasmaresten umschliesst. Oder die contractile Substanz stellt einen soliden Cylinder vor und dann liegen die Kerne mit den Protoplasmaresten auf der Oberfläche, unmittelbar unter dem Sarkolemma. Diese Form theilt sich wieder in zwei Zustände, nach der mehr homogenen oder heterogenen Beschaffenheit der contractilen Substanz.

Im ersten Falle reiht sich der Zustand an den der sogenannten glatten Faserzellen an, von dem er nur dadurch verschieden ist, dass

er, nach den mehrfachen, der Faser angehörigen Kernen, nicht eine einfache Zelle, sondern ein Multiplum von Zellen vorstellt. Im zweiten Falle schliesst er sich durch die Differenzirung der contractilen Substanz an die andere Form der einfachen Fasern an, und stellt gleichfalls quergestreifte Fasern vor. Diese entsprechen wieder Mehrheiten von Zellen, wenn sie auch aus einer einzigen Zelle hervorgehen, und ihre Länge durch Auswachsen dieser Einen Zelle erhalten. Die Reaction auf Reize erfolgt bei den quergestreiften Fasern rascher als bei den glatten.

Nervengewebe.

§ 23.

Mit der Differenzirung des Muskelgewebes im Thierreiche erscheint zugleich das Nervengewebe, welches durch seine Leistungen auch in seinen niederen Zuständen von den übrigen Geweben sich auszeichnet. Es empfängt und leitet Reize, setzt dieselben in Empfindungen um, und erzeugt Willenserregungen. Nach dem formalen Verhalten der Elementartheile sind zweierlei Zustände zu unterscheiden, Nervenfasern und Nervenzellen; die ersteren kommen vorzugsweise dem peripherischen Theile des Nervensystems zu und sind die leitenden Gebilde, die letzteren stellen die centralen Elemente vor.

1) Die Nervenfasern treten in verschiedenen, als Differenzirungsstadien anzusehenden Verhältnissen auf.

a) In der einfachsten Form erscheinen sie als langgestreckte homogene, bandartige Züge zusammensetzende Fasern, die so wenig von einander scharf abgegrenzt sind, dass sie nur in Form von Streifungen sich darstellen. In solchen Nervenstämmchen und deren Verästelungen ist bei der Mehrzahl der Wirbellosen die Beziehung zu den histiologischen Formelementen noch nicht ausreichend ermittelt, selbst die Frage ist noch nicht entschieden, ob die vielfachen Streifungen von Nervenstämmchen der Ausdruck einer Zusammensetzung der letzteren aus Fasern sind. Das Vorkommen von Kernen an diesen Bildungen ist das einzige auf Beziehungen zu Zellen Hinleitende. In anderen Fällen sind zu Bündeln vereinigte Fasern als Einzelbildungen unterscheidbar; die Faser besteht aus homogener Substanz, die oberflächlich durch eine zarte Hülle abgegrenzt ist, unter welcher Kerne sich finden. Um die Kerne sind zuweilen Protoplasmareste unterscheidbar, die den übrigen Theil der Faser als eine differente Substanz erscheinen lassen. Dadurch stellt sich der Bau der Nervenfaser mit der Muskelfaser auf eine histiologisch gleiche Stufe, und die Verschiedenheit liegt nur in der Qualität des differenzirten Protoplasma, das in dem einen Falle Muskelsubstanz, in dem anderen Nervensubstanz hervorgehen liess. Diese Fasern finden sich ausser bei Wirbellosen noch bei Wirbelthieren verbreitet, bei denen sie im Bereiche des sympathischen Nervensystems allgemein vorkommen.

b) Ein zweiter Zustand der Nervenfaser wird durch eine weitere Differenzirung gebildet. Die unter einer bald sehr zarten, bald stärkeren Hülle liegende Nervensubstanz zeigt sich nämlich in einen die Axe der Faser durchsetzenden Strang, den Axencylinder, und in eine diesen umgebende fetthaltige Substanz gesondert. Die letztere, der Markcylinder (Markscheide), verleiht der Nervenfaser stark lichtbrechende Conturen, und kann vom Axencylinder nur künstlich getrennt werden. Die den Markcylinder umgebende homogene Scheide — das Neurilemma — zeigt Kerne als Reste von Zellen, aus denen die Faser hervorging. Diese Form kommt, so viel bis jetzt bekannt, nur den Wirbelthieren zu, mit Ausnahme von Amphioxus und den Cyclostomen.

2) Das andere Formelement des Nervengewebes wird durch Zellen dargestellt, die man, da sie vorzüglich in Anschwellungen des Nervenapparates (den Ganglien) vorkommen, als Ganglienzellen bezeichnet. Ihre Substanz zeigt eine meist feinkörnige Beschaffenheit, doch mit manchen hier nicht näher auseinanderzusetzenden Eigenthümlichkeiten. Der in der Regel mit deutlichem Kernkörperchen versehene Kern liegt inmitten der granulirten Substanz, und diese letztere wird häufig von einer äusseren membranartigen festeren Schichte abgegrenzt. Eine diesen Zellen zugelegte complicirtere Structur wird von jedem Beobachter in wesentlich verschiedener Weise dargestellt, so dass diese Fragen vom Abschlusse noch weit entfernt scheinen.

Die Ganglienzellen besitzen Fortsätze, durch welche sie theils unter sich, theils mit Nervenfasern in Zusammenhang stehen. Sie bilden somit die Ursprungsstellen der Nervenfasern. Inwiefern fortsatzlose, also gänzlich isolirte Ganglienzellen eine Verwendung finden, ist noch nicht festzustellen. Thatsache ist, dass die Annahme solcher immer weiter zurückgedrängt wird. Die Fortsätze der Nervenzellen bieten je nach ihrer Zahl, sowie nach ihrem Verhalten zu den Fasern mehrfache Verschiedenheiten, von welchen nur das hervorgehoben werden soll, dass bei der differenzirten Faser der Axencylinder es ist, der in die Substanz der Zelle sich fortsetzt, während der Markcylinder entfernter von der Zelle aufhört oder vielmehr indifferent wird. Auch das Verhalten des Axencylinders zu den Substanzen der Zelle erscheint mehrfach verschieden, und ist in vielen Puncten noch problematisch.

Organe höherer Ordnung.

§ 24.

Als Organe höherer Ordnung können jene aufgefasst werden, in deren Zusammensetzung mehrere Organe niederer Ordnung, seien diese entweder Zellen oder Zellenderivate, das ist Gewebe, eingehen. Die auf dem Grunde der Arbeitstheilung beruhende Differenzirung ist auch

hier ein viele Modificationen und Umgestaltungen hervorrufendes Moment. Die einfachste Art besteht in der quantitativen Differenzirung, wobei dieselbe Einrichtung sich mehrfach wiederholt, ohne dass den einzelnen eine von den anderen verschiedene Leistung zukäme. Die Wiederholung kann entweder getrennt bestehen, oder sie kann an dem Organe selbst sich bilden, und dasselbe dadurch auf eine höhere, weil complicirtere Stufe bringen. Beispiele hiefür können Drüsenorgane liefern. Eine etwa vom Integument gebildete Drüse kann mehrfach vorkommen, so dass die Leistung der zuerst einfach vorhandenen Organe auf eine ganze Gruppe von Organen vertheilt wird. Im andern Falle complicirt sich die Drüse, indem sie mehrfache der ursprünglich einfachen Anlage gleiche Läppchen bildet. Jedes der letzteren hat einen Theil der Gesammtfunction der Drüsen übernommen. In qualitativer Beziehung tritt eine Differenzirung durch Theilung der Function in einander untergeordnete Functionen ein. Indem nur ein Theil der Drüse secernirt, ein anderer nur den Ausführweg des von ersterem gebildeten Secretes vorstellt, sind zwei verschiedenen Verrichtungen vorstehende Abschnitte in der Drüse entstanden. Bildet sich aus einer Strecke des Ausführganges ein Receptaculum des Secretes, so ist eine dritte entstanden, und so können noch fernere hervorgehen, wenn der secernirende Abschnitt die Qualität des Secretes an den einzelnen Strecken verschieden zeigt.

Eine Summe von gleichartig gebauten, wenn auch nicht immer unmittelbar zusammenhängenden Einzelorganen stellt ein Organsystem vor. Aus einer Summe anatomisch untereinander zusammenhängender Einzelorgane entsteht eine höhere Kategorie von Organen die als Organapparate oder Organcomplexe aufgefasst werden, wenn die Einzelorgane von einander verschieden gebaut sind.

§ 25.

Der Differenzirung der Organe geht ein indifferenter und damit niederer Zustand des Organismus voraus, der in einer grossen Abtheilung von Organismen seine Verbreitung findet und hier den definitiven Zustand des Organismus repräsentirt. Solche niedere Organismen bestehen in der einfachsten Form nur aus Protoplasma und repräsentiren, kernlos, den Zustand von Cytoden, wie die Moneren, oder der Protoplasmaleib dieser Organismen umschliesst einen Kern und stellt damit das Aequivalent einer Zelle vor, wozu die Amoeben, Gregarinen und Diatomeen Beispiele abgeben. Ist hier auch schon durch die Entstehung des Kernes eine Differenzirung, und damit Weiterbildung des einfacheren Cytoden-Organismus aufgetreten, so fehlt es doch nach unserer Begriffstellung an höheren Organbildungen. Das gilt ebenso noch für jene Organismen, deren Körper mehrfache Kerne umschliesst, und damit ein Syncytium vorstellt, wie es bei manchen Rhizopoden der Fall ist, oder

wo eine verschieden grosse Zahl von Zellen im Syncytium auftritt, wie bei manchen Radiolarien, oder sogar ausschliesslich den Organismus zusammensetzt, wie bei den Volvocinen unter den Flagellaten und bei den Catallacten (Hkl.). Die Differenzirung besteht hier wesentlich nur in einer Vermehrung der Zellen. Eine einfache Zelle theilt sich nach beendetem Wachsthum in zwei, die wieder von neuem diesen Process beginnen und ihn weiter führen, bis der Organismus aus einer in den einzelnen Gattungen verschieden grossen Zahl von Zellen zusammengesetzt erscheint. Der Zerfall des Organismus in seine einzelnen Zellen begründet die Vermehrung (Fortpflanzung) dieser Wesen, da jede Zelle nach einer zeitweisen Einzelexistenz den erwähnten Kreislauf der Erscheinungen von neuem beginnt. Diesen Organismen reihen sich auch die Infusorien an, insofern sie noch keine gewebliche Differenzirung zeigen, indem ihr Körper Einer Zelle homolog erscheint.

All' diese indifferenten Formen lebender Wesen, von denen ein Theil bald dem Thier-, bald dem Pflanzenreiche zugewiesen wurde, und manche noch keine Stellung fanden, bilden eine von Häckel als Reich der Protisten bezeichnete, zwischen Thier- und Pflanzenreich zu stellende grosse Abtheilung der Organismenwelt.

§ 26.

Von den Protisten bieten manche Abtheilungen durch das Verhalten ihrer Lebenserscheinungen wie durch viele der an ihnen wahrnehmbaren Einrichtungen nähere Beziehungen zu Pflanzen, wie z. B. die Flagellaten zu niederen Algen, andere wieder ebenso zu specifisch thierischen Formen, ohne dass jedoch daraus die Nothwendigkeit entspränge sie jenen beiden Reichen zuzutheilen.

Am meisten wird eine Aehnlichkeit mit thierischer Organisation bei den Infusorien hervorgerufen durch Sonderungsvorgänge am Protoplasma des Leibes dieser Organismen. Indem an einer bestimmten Stelle der Oberfläche die Nahrungsaufnahme erfolgt, scheint jene einen Mund vorzustellen, indess die ins Protoplasma gelangenden Nahrungsmassen die von ihnen eingenommenen Strecken einer Darmhöhle ähnlich erscheinen lassen. Rechnet man hiezu noch die relativ bedeutende Sonderung der äussersten Körperschichte als Integument, sowie die bei vielen Infusorien erkennbaren bandartigen Streifen, die durch ihre Contractilitätsäusserungen Muskelfasern vortäuschen, so könnte hierauf das Bestehen einer histiologischen Sonderung begründet werden, wenn nicht der Mangel von Zellen in der Zusammensetzung jener Organismen jede derartige Vorstellung als unbegründbar ausschlösse. Vielmehr scheint hier ein eigenartiger, eine individuelle Zelle betreffender Differenzirungsprocess zu walten, der sowohl den Kern als auch den Protoplasmaleib der Zelle auf eine höhere Organisationsstufe hebt, und speciell jene »Muskelbänder« (wie auch den Vorticellenstiel) als Streifen höher

differenzirten Protoplasmas erscheinen lässt. Auch an den als einzellige Organismen minder zu bezweifelnden Gregarinen ist jene Differenzirung im Protoplasma beobachtet. (S. unten § 59.)

§ 27.

Während im Reiche der Protisten die Sonderungsvorgänge vorwiegend das Protoplasma einzelner Cytoden oder einzelner Zellen betreffen, leitet sich die thierische Differenzirung durch eine auf gleichartig umgewandelten Zellcomplexen beruhende Organbildung ein. Der thierische Organismus tritt damit über jene im Protistenreiche bestehenden niederen Zustände hinaus, in ihnen nur in einzelnen Stadien der Ontogenie vorübergehend verweilend, und damit die phylogenetischen Beziehungen zum Protistenreiche beurkundend.

Den ontogenetisch niedersten Zustand des Thieres repräsentirt die Eizelle (Fig. 1), in welcher der Organismus mit jenem vieler Protisten übereinkommt, z. B. dem der Protoplasten (Amöben), welche diesen Zustand bleibend besitzen. Die Eizelle ergibt sich in allen wesentlichen Puncten von anderen nicht verschieden, wie auch immer ihr Volum vergrössert sein mag, und wie damit in Zusammenhang in ihrem Protoplasma besondere Theilchen — Dotterelemente — aufgetreten sein mögen. Wenn durch letztere die Eizelle ihren ursprünglichen Charakter als indifferente Zelle aufgab, so verlor sie damit noch nicht den Zellencharakter, der dadurch ebensowenig alterirt wird, als durch die Sonderung irgend welcher anderen Substanzen (Chlorophyllkörner, Amylum, Pigmentkörnchen etc.) im Protoplasma von Zellen die Zellbedeutung für diese verloren geht. Die Veränderungen, welche die Eizelle eingeht, zeigen als Resultat eine Vermehrung. Die Zelle theilt sich, lässt

Fig. 1.

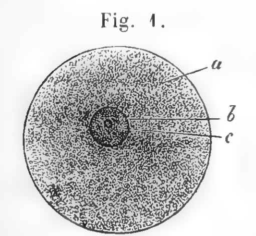
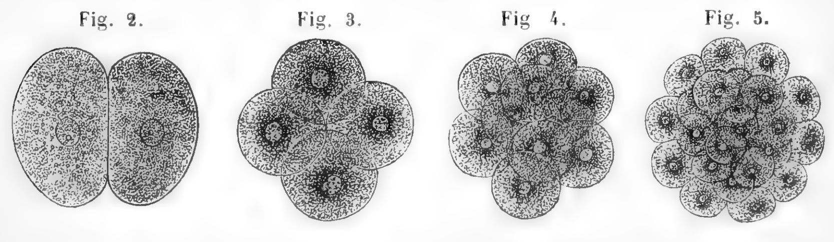


Fig. 2. Fig. 3. Fig 4. Fig. 5.



so zwei Zellen hervorgehen, die durch fortgesetzte Theilung 4, 8, 16, und schliesslich einen Haufen gleichartiger Zellen entstehen lassen. Die-

Fig. 1. Schematische Darstellung einer Eizelle. a. Das körnerhaltige Protoplasma. b. Der Kern (Keimbläschen). c. Das Kernkörperchen (Keimfleck).

Fig. 2—5. Einzelne Stadien des sogenannten Furchungsprocesses (Theilung der Eizelle).

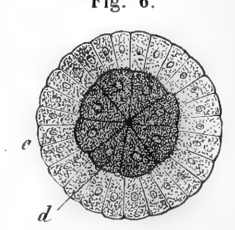
ser Vorgang der Theilung der Eizelle wird als »Dottertheilung« oder »Furchung« bezeichnet, und ist eine durchgreifende Erscheinung, die vielfache aber stets aus Anpassungen ableitbare, und damit erklärbare Modificationen darbietet.

Die einzelnen Stadien dieses Theilungsprocesses zeigen sich wieder in Uebereinstimmung mit dem Verhalten mancher Protisten, z. B. der Volvocinen und der Catallacten, in deren Entwickelungskreis ein gleichfalls aus einer Summe ziemlich gleichartiger Zellen zusammengesetzter Organismus gehört. So durchläuft also der thierische Organismus gleich im Beginn seiner Ontogenie mehrfache im Protistenreiche waltende Formzustände, und der Process der Theilung der Eizelle erklärt sich als ein aus frühzeitiger Vererbung überkommener. Damit streift sich von ihm der teleologische Nimbus ab, in welchem er ohne diese Beziehung, bei exclusiver Verknüpfung mit dem künftigen aus der Furchung hervorgehenden Organismus erscheinen muss. Mit der Bildung eines Zellenhaufens aus der einfachen Eizelle ist dem Organismus jedoch noch keineswegs ein specifisch thierischer Charakter eingeprägt, dieser äussert sich vielmehr erst im Verlaufe fernerer Sonderungsvorgänge.

§ 28.

Der aus der allmählich erfolgenden Zerlegung der Eizelle entstandene, am Schlusse dieses Vorganges aus einer grösseren Anzahl indifferenter Zellen zusammengesetzte Organismus geht eine neue, und zwar die erste organologische Differenzirung ein. Diese gründet sich zunächst darauf, dass der äusseren, peripherischen Zellschichte eine andere Rolle zukommen muss, als der von dieser Schichte eingeschlossenen, mit einem umgebenden Medium nicht in Beziehung stehenden centralen Zellmasse (Fig. 6 *d*). Sowohl bei Cölenteraten als bei Würmern bildet sich im Innern des Körpers eine primitive Darmhöhle aus. Der gesammte Organismus lässt dabei in den einfachsten Fällen eine äussere und innere Zellenschichte erkennen, von denen erstere das Integument, letztere die Auskleidung der Darmhöhle vorstellt.

Fig. 6.



Die Entstehung dieses Zustandes ist phylogenetisch von der Art der Nahrungsaufnahme abzuleiten. Wenn die Aufnahme nicht mehr an jeder beliebigen Strecke der Körperoberfläche besorgt wird, sondern nur an einer einzigen Stelle geschieht, von wo aus das Nahrungsmaterial ins Innere des aus Zellen zusammengesetzten Körpers gelangt, so wird bei der Weiterbildung dieses Verhaltens durch natürliche Züch-

Fig. 6. Sonderung der aus der Dottertheilung hervorgegangenen Zellmasse in eine peripherische (*c*) und centrale Parthie (*d*). Schematisches Durchschnittsbild.

tung auf dem für den Organismus grössere Vortheile bietenden Wege der Arbeitstheilung, die erst vorübergehend, aber allmählich constant die verdauende Cavität begrenzende Zellschichte in andere Verhältnisse treten als die oberflächliche Schichte des Körpers. Während eine anfänglich (ähnlich wie bei Rhizopoden unter den Protisten) von jeder Stelle der Körperoberfläche her stattfindende Nahrungsaufnahme, und dem entsprechend die an jeder Stelle im Innern des Körpers vor sich gehende Verdauung der Ingesta eine Gleichartigkeit der Function aller Theile des Organismus voraussetzt, womit auch das hier bestehende Hervortreten innerer Theile des Protoplasmaleibes an die Oberfläche, sowie das Zurücktreten äusserer Theile ins Innere (bei der Pseudopodienbildung) harmonirt: so wird in jenem anderen Zustande eine Differenzirung der Leistungen des Körpers nicht zu verkennen sein. Ein Theil, der innere, dient der Aufnahme und Verdauung der Nahrungsstoffe, ein anderer, der äussere, bildet als Integument ein Schutzorgan des Körpers.

Bei den Protisten ist diese Arbeitstheilung in manchen Abtheilungen, aber bei anderem Verhalten des Substrates, vollzogen. So bei vielen Flagellaten und Infusorien, wo eine bestimmte Stelle der Körperoberfläche als Mund fungirt, von wo aus die aufgenommenen Nahrungsstoffe ins Innere des Körpers gelangen. Von dem oben vorgeführten Verhalten besteht der wichtige Unterschied, dass bei jenen Protisten der ganze Vorgang entweder an einer einzelnen Zelle, oder doch am Aequivalente einer solchen stattfindet, indess er hier an einem Zellencomplexe vor sich geht und somit zugleich eine histiologische Sonderung einleitet. Die fundamentale Bedeutung der durch jenen Vorgang entstehenden, in dem als »Planula« bekannten Larvenzustande vieler niederen Thiere gegebenen Grundform hat in allseitig umfassender Weise zuerst Häckel erkannt, und sie als »Gastrula« unterschieden (Kalkschwämme I. S. 464). Wir treffen also an der Gastrulaform als äusserste, das Ectoderm (Fig. 7 *d*), das Integument vorstellende Körperschichte und eine innere die verdauende Cavität begrenzende Schichte, das Entoderm (*c*), beide Schichten, aus Zellen zusammengesetzt, und unmittelbar an einander gelagert, so dass an der Mundöffnung die eine in die andere überzugehen scheint. Wie die physiologische Leistung beider Schichten verschieden ist, so erscheint auch das speciellere Verhalten der sie zusammensetzenden Formelemente in beiden ziemlich different, wovon hier nur auf die meist bedeutendere Grösse der Zellen des Entoderms gegen jene des Ectoderms hingewiesen sein soll.

Fig. 7.

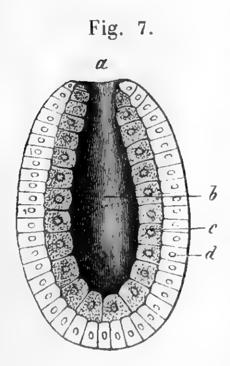


Fig. 7. Schematische Darstellung der ersten Differenzirung des Organismus in Ectoderm und Entoderm, in Verbindung mit der Bildung einer verdauenden Cavität. *a*. Mund. *b*. Darmhöhle. *c*. Entoderm. *d*. Ectoderm. Durchschnittsbild.

Die Verbreitung dieser niedersten Form der organologischen Sonderung des Thierleibes in den niederen Abtheilungen lässt die Bedeutung derselben durch einzelne unwichtige Modificationen nicht beeinträchtigen. Solche sind z. B. eine zuweilen sehr frühzeitig erscheinende fernere Differenzirung des Ectoderms in mehrfache Schichten. Wenn nach manchen Angaben die in die primitive Darmhöhle führende Oeffnung später die Afteröffnung vorstellen soll, so ist vorerst eine festere Begründung dieser Angabe abzuwarten.

§ 29.

Die vorhin erwähnte Gastrulaform bietet als thierische Grundform betrachtet den Ausgangspunct für die Entstehung der Hauptformen des Thierreichs. Denkt man sich senkrecht durch die verdauende Cavität eine Axe (Fig. 8 *A B*) gelegt, so wird der eine der Mundöffnung entsprechende Pol den oralen Pol, der entgegengesetzte den aboralen Pol vorstellen. Diese Axe (*A B*) ist die Hauptaxe des Körpers. Bei gleichmässig cylindrisch oder sphärisch gestaltetem Körper kann man senkrecht zu dieser Hauptaxe beliebig viele Linien durch den Körper gezogen denken, welche die Nebenaxen (*a b*, *c d*) vorstellen. Sie werden unter obiger Voraussetzung sämmtlich unter sich gleichwerthig sein. Die Nebenaxen sind damit unter sich indifferent, und charakterisiren einen niederen Zustand. Bei eintretendem Festsitzen des Organismus — selbstverständlich am aboralen Pole — wird die Ausbildung des Körpers in der Richtung einer beliebig grossen Anzahl von Nebenaxen unter dem Fortbestehen ihrer Gleichwerthigkeit erfolgen können, und dasselbe trifft sich bei vollständig freier Bewegung im flüssigen Medium. Die Ausbildung des Organismus in der Richtung der Nebenaxen kann entweder durch äussere Anhangsgebilde, Tentakel u. dergl. oder durch Differenzirung der Darmhöhle erfolgen. Dabei werden nicht mehr alle beliebig gezogenen Nebenaxen einander gleich sein. Die, in deren Richtung Organe gesondert sind, werden sich von den anderen unterscheiden. Daraus ergibt sich die bei den Cölenteraten waltende durch mehr als zwei Gegenstücke (Antimeren) charakterisirte oder radiäre Grundform des Leibes. (Vergl. Fig. 9.)

Fig. 8.

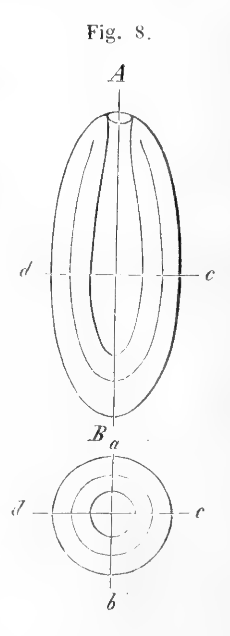


Fig. 8. Schematische Darstellung der Körperaxen. *A. B.* Hauptaxe, *a b*, *c d* Nebenaxen. In der unteren Figur ist das Querschnittsbild der oberen mit 2 Nebenaxen gegeben.

Entbehrt der Körper bei einem in der Richtung der Hauptaxe stattfindenden Wachsthume der Befestigung am Boden, so wird sich, wenn er letzterem der Länge nach sich auflagert, und in dieser Weise die Locomotion vollzieht, daraus ein Causalmoment für eine Aenderung der Bedeutung der Axen ergeben. Die Hauptaxe wird dieselbe bleiben, aber die Nebenaxen werden nach der Bedeutung der durch sie verbundenen Flächen different werden müssen. Bei constanter Berührung der Bodenfläche mittels einer Fläche des Körpers bildet diese zur ventralen Fläche sich aus, indess die andere zur Rückenfläche sich gestaltet. Beide, unter verschiedenen Bedingungen stehende, müssen verschiedenartig sich differenziren, sowie auch die beiden Seitenflächen — oder bei flach ausgebreitetem Körper die Seitenränder — von Rücken- und Bauchfläche sich verschieden verhalten müssen. Hieraus entspringt die Ausbildung von nur zwei Nebenaxen verschiedenen Werthes. Die eine verbindet Bauch- und Rückenfläche (Fig. 10 *a b*), die andere die beiden Seitenflächen (*c d*) des Körpers. Die den Polen der ersten oder senkrechten Axe entsprechenden Flächen sind einander ungleichwerthig, indess jene der Pole der Queraxe einander gleichwerthig sind. In der Queraxe erhält sich somit ein primitiver Zustand, der für die andere Nebenaxe durch die dorsoventrale Differenzirung verloren ging. Diese zweite aus der Gastrula ableitbare, durch zwei Antimeren charakterisirte Form beginnt bei den Würmern und waltet von da an durch alle höheren Abtheilungen. — Mit der Locomotion in der Richtung der Hauptaxe mit dem oralen Pole voran, steht

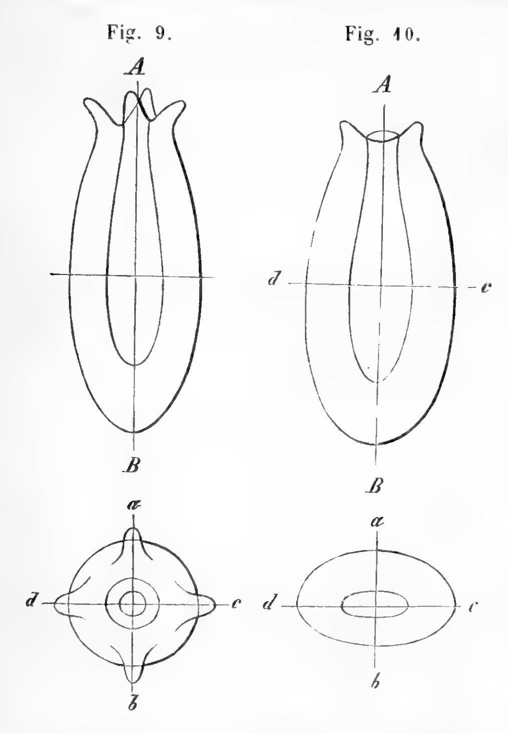


Fig. 9. Radiäre Grundform mit der Axenbezeichnung wie in voriger Figur. Auf das untenstehende Querschnittsbild ist die vordere Ansicht des Körpers eingezeichnet, um die in der Richtung von 2 Queraxen sich differenzirenden Anhangsgebilde (Tentakel) darzustellen.

Fig. 10. Schematische Darstellung der Differenzirung der Nebenaxen. In der Hauptfigur ist die Entstehung eines Kopftheiles durch ein dorsales Tentakelpaar angedeutet. Die untere Figur stellt den Querschnitt der oberen und damit die beiden Nebenaxen dar.

auch die besondere Differenzirung der dem letzteren entsprechenden Körpertheile in Zusammenhang, der in allmählich höherer Ausbildung den Kopf des Organismus vorstellt.

Diese Entwickelung des Kopfes am oralen Pole (Fig. 10 A) wird in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung vorwiegend durch die Entfaltung von Sinnesorganen eingeleitet, während die Bewegungsrichtung selbst wieder durch die Nahrungsaufnahme beeinflusst erscheint. Somit dürfte, wenn auch mittelbar, in der Lage der Mundöffnung das für die Sonderung des Kopfes ursächlich wirkende Moment sich erkennen lassen.

§ 30.

Die beiden, den Leib niederer Thiere während früher Stadien zusammensetzenden Zellschichten, Ectoderm und Entoderm, lassen zwischen sich eine intermediäre Schichte hervorgehen. Sie bildet das Mesoderm, an dessen Entstehung die beiden andern gleichen Antheil zu haben scheinen. Das Maass dieser Betheiligung ist noch keineswegs bestimmt, wie überhaupt die ersten Sonderungsvorgänge der Körperanlage vielfach genauer Untersuchung bedürfen. Diese drei Straten erscheinen in den auf den Theilungsprocess des Eies folgenden Stadien selbst der höheren thierischen Organismen unterscheidbar, und zeigen ihr Auftreten an die erste histiologische Differenzirung geknüpft. Man bezeichnet sie als Keimblätter, da sie die erste Anlage des Körpers zusammensetzen und da wie aus einem Keim der gesammte Organismus aus ihnen sich differenzirt.

Jene Anlage des Körpers bietet in den höheren Abtheilungen des Thierreiches zwar zahlreiche Modificationen, und lässt den in der Gastrulaform repräsentirten Zustand um so weniger erkennen, je bedeutender die Differenzirungen sind, welche der Organismus durchläuft, allein in der Hauptsache besteht eine nicht schwer zu erkennende Uebereinstimmung. Das äussere Keimblatt (Ectoderm) bildet die äussere Gränzschichte des Körpers, wie das innere (untere) Keimblatt (Darmdrüsenblatt, Entoderm) die Darmanlage abgibt, und zwischen beiden erscheint dann das mittlere Keimblatt (Mesoderm). Bestehen auch bezüglich der Genese dieses stets etwas später auftretenden mittleren Keimblattes noch keine sicheren Thatsachen, indem manche Beobachter es vom äusseren, andere dagegen es vom inneren ableiten, und wieder andere es aus beiden entstehen lassen, so ist doch die letztere Annahme aus vergleichenden Gründen als die wahrscheinlichere anzusehen.

Wie Ectoderm und Entoderm die ersten gesonderten Organe sind, so erscheinen auch die Keimblätter als solche Urorgane, die aus dem frühesten Differenzirungszustande des thierischen Organismus auf spätere und damit höhere Zustände vererbt, nach dem Gesetze der Arbeitstheilung Reihen neuer Organe aus sich hervorgehen lassen. Das That-

sächliche der organologischen Differenzirung der Keimblätter ist noch zu geringen Umfanges, um für alle Organe den Nachweis der Genese aufstellen zu können. Doch gestatten die wenigstens für einige Abtheilungen offenliegenden Thatsachen den Differenzirungsvorgang in den ersten Grundzügen vorzuführen. Aus dem Ectoderm gehen vorwiegend die Organe hervor, welche den Organismus in Beziehung zur Aussenwelt setzen. Schutz- und Stützorgane, Organe der Empfindung (daher sensorisches Blatt) und der Bewegung, während das Entoderm vorwiegend die Organe der Erhaltung des Individuums und der Art liefert, (daher nutritorisches Blatt.)

a) Integument.

§ 31.

Das Ectoderm bildet als äusserste Körperschichte den einfachsten Zustand des Integuments thierischer Organismen. Während bei den Protisten jegliches Integument entweder fehlt, da das den Körper darstellende Protoplasma in wechselnde Fortsätze (Pseudopodien) ausgezogen, jeden inneren Theil an die Oberfläche gelangen lassen kann, oder durch die äusserste Schichte des Protoplasma einer einzelnen Zelle repräsentirt wird, ist hier zum erstenmale eine zusammenhängende Zellschichte als gesondertes Hüllorgan und Bedeckung des übrigen Organismus unterscheidbar. Es äussert die Function eines Schutzorganes, indem seine Zellen eine in verschieden mächtiger Ausdehnung die Körperoberfläche überziehende Substanz absondern, welche erhärtend entweder Gehäuse- und Schalenbildungen hervorgehen lässt, oder einen continuirlichen Ueberzug des Körpers bildet wie den Panzer der Arthropoden.

Mit der Entstehung eines Mesoderms nimmt der mit dem Ectoderm verbundene Abschnitt desselben gleichfalls vielfach an der Function eines Schutzorganes Theil. Diese äussert sich in dem Auftreten von festen kalkhaltigen Ablagerungen wie in dem complicirteren Integumente der Corallen und der Echinodermen.

Die Schutzgebilde des Körpers schaffende Thätigkeit des Ectoderms zeigt sich noch bei den Wirbelthieren in der Production zahlreicher anderer als Hüll- und Schutzorgane fungirender Theile.

b) Skelet.

§ 32.

Die mannichfaltigen, vom Ectoderm gelieferten Schutzorgane fungiren in vielen Fällen auch als Stützorgane des Körpers, in dem Maasse, als sie entweder an Mächtigkeit oder auch an Festigkeit zunehmen. Die Verbindung anorganischer Substanzen, vornehmlich Kalksalze, mit

einer organischen Grundlage spielt hier eine wichtige Rolle. Die Stützfunction, welche hier vom Integumente geleistet wird, lässt zahlreiche Anpassungen hervorgehen. Die Vereinigung beider Functionen erscheint als niederer Zustand im Vergleiche mit der Bildung innerer Skelete, welche einer höheren functionellen Differenzirung entsprechen. Solche nehmen zwar anscheinend unabhängig vom Ectoderm ihre Entstehung, und sind vom Mesoderm ableitbar. Da aber letzteres theilweise dem Ectoderm entstammt, liefert dieses wohl auch für jene das Material, und es ist dann die Einlagerung in den Körper in keinem principiellen Gegensatze mit den niederen Zuständen. Von völlig untergeordneter Bedeutung ist hiefür die Art der Ausbildung des inneren Skelets.

c) Muskeln.

§ 33.

Die Bewegung des Körpers äussert sich in ihrem einfachsten Verhalten als eine durch die Contractilität des Protoplasma bedingte Formveränderung. Sind diese Formveränderungen ausgiebiger und erfolgen sie nach bestimmter Richtung, durch einseitige Verlängerung des Körpers, durch Aussenden von Fortsätzen, die sich festheften, und welchen allmählich die übrige Körpermasse nachfolgt (Rhizopoden, Amöben), so resultirt aus ihnen die Ortsbewegung. Diese unterscheidet sich also nur graduell von der unbestimmteren Formveränderung. Das Protoplasma ruft durch seine Contractilität auch da noch Ortsbewegungen hervor, wo es sich bereits mit einer differenten aber noch weichen Integumentschichte überkleidet hat. Diese Schichte folgt dann den Bewegungen des von ihr umhüllten Leibes. Besondere Organe der Bewegung bestehen in diesen bei den Protisten verbreiteten Fällen ebenso wenig als den Wimperhaaren diese Bedeutung in ausschliesslichem Sinne zugeschrieben werden kann, da diese auch den Protisten zukommenden Bildungen noch mancherlei andere Functionen für den Organismus vollziehen, z. B. durch die Betheiligung an der Nahrungsaufnahme.

Erst mit dem Erscheinen der als Muskelfasern unterschiedenen contractilen Formelemente treten specifische Organe der Bewegung auf, die im einfachsten Falle als eine unter dem Ectoderm gelagerte Muskelschichte sich darstellen.

Die Genese dieser ersten Musculatur des Körpers (wie sie von Kleinenberg bei Hydra beobachtet wurde) ergibt sich als eine Sonderung des Ectoderms. Von den Zellen des letzteren gehen platte Fortsätze ab und formiren eine continuirliche Schichte contractiler Fasern.

Eine jede an der Bildung dieser Faserschichte betheiligte Ectodermzelle repräsentirt dabei einen empfindenden Apparat, der mit einem contractilen in unmittelbarer Verbindung steht. Die Zelle hat somit zwei ursprünglich ihrem Protoplasma zukommende Eigenschaften auf

verschiedene Abschnitte vertheilt. Während sie früher Sensibilität und Contractilität vereinigte, ist ihr erstere geblieben, indess die letztere in höherer Potenzirung einem vom Protoplasma different gewordenen Fortsatze, nunmehr einem Anhangsgebilde der Zelle zukommt. Darin erscheinen die ersten Anfänge der in höher differenzirten Zuständen in dem Zusammenhang von Ganglienzelle, Nervenfaser und Muskelfaser ausgesprochenen Einrichtung. Wenn wir annehmen, dass die in diesem Falle nur als Fortsätze von Zellen erscheinenden Fasern allmählich einen Kern erhalten, indem das Theilungsproduct des Kernes der Zelle auf die Faser gelangt, dass ferner die Ectodermzelle nicht mehr so unmittelbar, sondern durch einen gesonderten Fortsatz mit der somit gleichfalls selbständiger gewordenen Faser sich verbindet, so ist damit ein Uebergang zu jenem differenzirteren Zustande gegeben, Nerven wie Muskeln erscheinen von diesem Gesichtspuncte aus als die Producte der Sonderung einer und derselben Gewebsschichte des Ectoderms. Damit wird zugleich ein physiologisches Postulat erfüllt; denn es ist völlig undenkbar, dass Nerv oder Muskel in ihren Elementen einmal von einander gesondert bestanden, und dass der die Functionen beider bestimmende Zusammenhang das Ergebniss einer späteren Verbindung sei.

Ob überall dem Auftreten einer Musculatur ein ähnlicher Vorgang zu Grunde liegt, ist noch nicht ermittelt, er wird aber als in hohem Grade wahrscheinlich gelten dürfen. Wenn die Differenzirung bei höheren Organismen diese Vorgänge nicht mehr erkennen lässt, so ist daraus noch nicht eine ursprünglich andere Art der Entstehung zu folgern, da die Ontogenie die phylogenetischen Processe in ihrem vollen Umfange nur selten zu wiederholen pflegt.

§ 34.

Ihrer Genese gemäss erscheint die erste Musculatur des Körpers in enger Beziehung zum Integumente, von dem sie kaum getrennt werden kann. Mit dem Integumente zusammen bildet sie einen mit dem Auftreten einer Leibeshöhle die übrigen Organe umschliessenden »Hautmuskelschlauch«. Die Anordnung der Muskelfasern bietet eine gewisse Regelmässigkeit zumeist erst mit der Gliederung des Körpers in einzelne hintereinander gelegene Abschnitte (Metameren), und mit der Entwickelung von Stützorganen zeigt sich eine Differenzirung der Musculatur in einzelne Gruppen. Summen von Fasern bilden Bündel und diese setzen wieder grössere Complexe, Muskeln, zusammen. Die Gliederung der Musculatur entspricht dann der Segmentirung des Körpers, und erscheint in ihren einzelnen Abschnitten um so mannichfaltiger, je verschiedener die Leistungen der einzelnen Metameren sind. Was beim Hautmuskelschlauch durch die in verschiedener Schichtung sich kreuzenden Fasern erzeugt wird, nämlich die Verschiedenartigkeit der Bewegung, das wird

bei differenzirter Musculatur durch gegeneinander wirkende und eben dadurch in toto in ihrer Thätigkeit harmonirende Muskelgruppen vollzogen.

Durch den Hautmuskelschlauch und die aus ihm hervorgehenden Differenzirungen wird die Locomotion durch Bewegung des gesammten Körpers bewerkstelligt, und das gesammte Integument ist an jener Thätigkeit betheiligt. Von da aus findet eine fernere Differenzirung statt, indem an bestimmten Theilen des Körpers besondere Anhänge als Gliedmaassen sich hervorbilden, die wie Hebelarme beim Ortswechsel thätig sind. Sie erscheinen bald als einfache weiche Fortsätze des Hautmuskelschlauches (Ringelwürmer), bald als gegliederte Gebilde, welche entweder vom Integumente her (Arthropoden), oder von Seiten innerer Skeletbildungen (Wirbelthiere) eine Stütze erhalten. Die Complicirung der Musculatur steht mit der Entwickelung von Stützorganen in engem Connexe, und beide bilden einen einzigen Bewegungsapparat, von dem das Skelet die passive Rolle übernimmt.

d) Nervensystem.

§ 35.

In den niedersten Zuständen der thierischen Organisation ist das Protoplasma der Zellen der Sitz der Empfindung wie der Bewegung, ähnlich wie dies bei den Protisten der Fall ist. Mit der Differenzirung der Muskelschichte des Körpers ist das Ectoderm vorwiegend Empfindungsorgan geworden. Aus der Fortbildung einer Strecke dieser Schichte in dieser Richtung ergibt sich die Differenzirung eines Nervensystems, für dessen ersten Zustand somit eine oberflächliche Lagerung am Körper vorauszusetzen ist. Dieses Verhalten erscheint unter den Wirbellosen in der ersten Anlage des Nervencentrums der Ascidien, und allgemein an der Anlage des Centralorganes des Nervensystems der Wirbelthiere, wo wir das dem Ectoderm homologe äussere Keimblatt mit einer Strecke (der Medularplatte) jene Organe bilden sehen. Dieses an sich höchst eigenthümliche, an sich völlig unverständliche Verhalten wird also als eine Vererbung aus einem primitiveren Zustande erklärbar, in welchem das noch wenig differente Nervensystem durch die Zellschichte des Ectoderms oder eines Abschnittes desselben vorgestellt ward. Die allmählich erfolgende Einbettung in das Innere des Körpers muss hiebei als ein mit der fortschreitenden Differenzirung und der damit erlangten höheren Potenzirung erworbener Vorgang gelten, durch den das für den Organismus werthvollere Organ in das Innere des ersteren geborgen wird.

Bezüglich der Formverhältnisse des differenzirten Nervensystems ist einmal das Centralorgan, vorwiegend aus Ganglienzellen zusammengesetzt, von den zu den Endapparaten verlaufenden, aus faserigen Elementen bestehenden Nerven (peripherisches Nervensystem) zu unterscheiden.

§ 36.

Durch das Auftreten mehrerer unter einander verbundener Ganglien entstehen die ersten, nach sehr differenten Richtungen sich weiter entfaltenden Complicirungen. Die das Centralorgan darstellende Ganglienmasse sondert sich, meist in der Nähe des Einganges zum Darmcanale gelagert, in mehrere unter einander durch Verbindungsfasern (Commissuren) in Zusammenhang stehende Theile.

Bei den strahlig gebauten Thieren vermehrt sich die Zahl der Ganglien in einer den Radien entsprechenden Weise, und auch die peripherische Vertheilung der Nerven folgt genau diesen Verhältnissen des Baues. Mit der aus zwei Antimeren gebildeten Körperform ordnet sich auch das Nervensystem nach dieser. Das Nervencentrum besteht anfänglich nur aus einer oberen Ganglienmasse; das Hinzutreten einer unteren scheint erst mit der Metamerenbildung zu Stande zu kommen. Die Vereinigung zu einem Schlundring im vordersten Theile des Körpers ist demnach ein secundärer Zustand. Man unterscheidet dann ein dorsales und ventrales Ganglion, von denen jedes aus zwei seitlichen Abschnitten besteht. Die verschiedengradige Ausbildung dieser Schlundganglien steht in engstem Zusammenhange mit den davon abgehenden Nerven. Mit der Ausbildung der Sinnesorgane zeigt sich auch das die bezüglichen Nerven entsendende Ganglion von beträchtlichem Umfang, sowie es mit der Verkümmerung derselben rückgebildet erscheint. Die oberen Schlundganglien sind die in der genannten Beziehung wichtigsten, denn von ihnen entspringen in der Regel die Nerven der höheren Sinnesorgane.

Aus dieser Form leitet sich unmittelbar eine andere ab, für welche die deutlich ausgesprochene Metamerenbildung des Körpers als das bedingende Moment erscheint. Während bei den ungegliederten, mit Schlundring versehenen Thieren die ventralen Körpertheile durch die von den unteren Schlundganglien entspringenden Nerven versorgt werden, tritt mit der Abtheilung des gesammten Körpers in hintereinander gelegene Theile (Metameren) eine Vermehrung der ventralen Ganglien ein. Durch die Bildung je eines Ganglienpaares für jedes Gliedstück entsteht eine ventral gelagerte Reihenfolge von Ganglien, die, unter sich durch Längscommissuren verbunden, eine Ganglienkette bilden, das Bauchmark. Ringelwürmer und Arthropoden sind Repräsentanten dieser Form. Innerhalb derselben entstehen durch weitere Differenzirung mannichfaltige Variationen. Erstlich wechselt das Volum der Ganglien nach der Verschiedenheit des Volums der mit Nerven zu versorgenden Körpertheile, und zweitens geht an ganzen Abschnitten des Bauchmarks eine Verschmelzung der Ganglien in grössere Ganglienmassen vor sich.

Aehnliche Differenzirungen des centralen Nervensystems sind auch

bei einer exclusiv dorsalen Lagerung desselben, wie bei den Vertebraten, gegeben. Mit der Ausbildung des vordersten Körperabschnittes zu einem Kopfe entfaltet sich der vorderste Theil des Nervencentralorganes zu einem besonderen Abschnitte, dem Gehirn, welches von dem übrigen mehr gleichmässigen Medullarrohre, dem Rückenmarke sich abgrenzt. In weiterer Differenzirung gehen am Gehirn wieder verschiedenartig ausgebildete Abschnitte hervor.

e) Sinnesorgane.

§ 37.

Die Sinnesorgane vermitteln dem Organismus Zustände der Aussenwelt. Als Sitz der Empfindung niederster Art erscheint das Protoplasma, welches in der indifferenten, die niedersten Organismen charakterisirenden Beschaffenheit, auf äussere Reize mannichfaltiger Art reagirt. Bei noch nicht vollzogener Abgrenzung der Körperoberfläche vom Innern des Organismus (Rhizopoden), wird jeder Protoplasmatheil zur Vermittelung der Wahrnehmungen, freilich niedersten Grades, verwendbar sein, und somit als Sinnesorgan niederster Ordnung fungiren. Bei bestimmter Abgrenzung der Körperoberfläche, (Infusorien, Gregarinen) ist mit einer äussersten Körperschichte eine auch für sinnliche Wahrnehmungen wichtige Differenzirung aufgetreten.

Obgleich schon bei Infusorien einzelne Stellen der Körperoberfläche vorzugsweise als Sinnesorgane fungiren, so ist doch ebensowenig wie in den noch tiefer stehenden Zuständen ein Sinnesorgan in anatomischem Sinne vorhanden. Die Entstehung dieser ist an die Sonderung eines Nervensystems geknüpft, denn die Sinnesorgane sind Endapparate sensibler Nerven. Ihr Auftreten setzt daher jene Differenzirung voraus, deren oben beim Nervensystem gedacht ward.

Wie die primitive Sonderung des Nervensystemes aus dem Ectoderm durch ontogenetische Zeugnisse als ein höchst wahrscheinlich fundamentaler Vorgang sich darstellt, so ist auch für die Entstehung der Sinnesorgane dieselbe äussere Körperschichte von grösster Bedeutung. Fast alle Sinnesorgane 'sind aus ihr mittelbar oder unmittelbar hervorgegangen, wie die bald bleibende, bald nur vorübergehend bestehende Verbindung dieser Organe mit dem Integumente beweist.

Für viele Sinnesorgane niederer Thiere ist die Deutung der functionellen Qualität des Organs in hohem Grade unsicher. Dies gilt für alle Organe, welche ausser der Reihe jener stehen, die desshalb ins Bereich unserer Beurtheilung fallen, weil wir sie oder doch ihre Homologa selbst besitzen, wodurch allein der Zusammenhang ihres Baues mit ihrer specifischen Leistung prüfbar wird.

§ 38.

Die Sinnesorgane theilen sich in niedere und höhere. Die ersteren sind die allgemeiner über das Integument verbreiteten, in ihrem Baue einfacheren. Sie repräsentiren den höheren gegenüber einen indifferenteren Zustand. Modificirte Zellen des Integumentes, die meistens der Epidermis angehörig, einerseits mit einer Nervenfaser in Verbindung stehen, andererseits mit einem verschiedenartig gestalteten, gegen die Körperoberfläche gerichteten Fortsatze versehen sind, bilden die verbreitetste hieher gehörige Einrichtung. Man schreibt ihnen die Vermittelung allgemeiner Gefühlswahrnehmungen zu, doch ist gerade bei diesen Organen, besonders bei den im Wasser lebenden Thieren die physiologische Leistung in hohem Grade unbestimmt, und es bleibt für manche von ihnen die Annahme der Vermittelung specifischer Reize, wodurch sie sich den höheren Sinnesorganen anschliessen würden, möglich.

Etwas bestimmter tritt die Bedeutung dieser Einrichtungen hervor, sobald sie sich mit besonderen Apparaten, beweglichen Fortsätzen des Integumentes u. dergl., in Verbindung zeigen, und dadurch als Tastwerkzeuge erscheinen. Ob solche Bildungen, besonders in den niederen Abtheilungen noch andere Wahrnehmungen als Tasteindrücke vermitteln, bleibt fraglich.

Einseitig ausgebildet, und demgemäss nur in Einer Richtung fungirend, erscheinen die höheren Sinnesorgane, die als aus den niederen hervorgegangen zu betrachten sind, und auch vielfach das Wesentliche des Baues der niederen noch an sich tragen. Man unterscheidet Geschmacksorgane wie Riechorgane mit Sicherheit erst in den höheren Abtheilungen, und für die letztgenannten ist die Function eigentlich erst bei den in der Luft lebenden Wirbelthieren sicher gestellt, und bleibt zweifelhaft für die niederen Abtheilungen. Aber auch für die Geschmacksorgane dürfte sich bezüglich der Deutung die grösste Vorsicht empfehlen.

§ 39.

Als Hörorgane fasst man mit einem Fluidum gefüllte Bläschen auf, in deren Wandung ein Nerv zur Endigung kommt. In der einfachsten Form ist das Bläschen dem centralen Nervensystem unmittelbar verbunden, oder der Nerv tritt zum Bläschen heran. Fast regelmässig bergen diese Bläschen feste Concremente oder krystallinische Bildungen, sehr häufig auch Krystalle kohlensauren Kalks. Ebenso finden sich häufig haarförmige Verlängerungen der Endapparate, die ins Lumen des Bläschens einragen. Diese bei den wirbellosen Thieren vor-

herrschende Form des Hörorgans complicirt sich bei den Wirbelthieren durch Ausbuchtungen und Fortsatzbildungen (Labyrinth). Durch schallleitende und schallverstärkende Apparate werden neue Einrichtungen erzeugt, welche anfänglich anderen Functionen vorstehend dem Hörorgane sich anschliessen.

Da das Labyrinthbläschen der Wirbelthiere aus dem Integument hervorgeht, so stehen auch die in seinen Wandungen sich differenzirenden Endapparate des Hörnerven in genetischem Zusammenhange mit den im Integumente liegenden Endapparaten der Gefühlsnerven, und können demnach als specifische Ausbildung eines niederen Sinnesorganes angesehen werden. Ob dies für die einfacheren Hörbläschen der meisten Wirbellosen gilt, ist zweifelhaft, vielmehr scheinen diese Organe aus Differenzirungen der Nervencentren entstanden.

Auch für die Sehorgane wird ein mehrfacher Modus der Entstehung gelten. Wenn wir die früher häufig als Augen bezeichneten Pigmentflecke ausschliessen, und erst da ein Auge annehmen, wo eine bestimmt geformte Nervenendigung unter oder an der Körperoberfläche als lichtpercipirender Apparat erkannt werden kann, so treffen wir die einfachste Form als eine mit Pigment umgebene Endigung eines Nerven. Durch die lichtabsorbirende Eigenschaft des Pigmentes mögen unbestimmte Vorstellungen von Hell und Dunkel erzeugt werden, oder es erfolgen Erregungen, die von dem, was wir »Sehen« nennen, unendlich weit abliegend, wohl nur durch die Wärmestrahlen des Lichtes erzeugt sind.

Wenn die genannte Verwendung von Pigment eine mehr problematische ist, so stellt sie sich in bestimmteren Beziehungen dar, wo sie die stäbchenförmige Nervenendigung nur zum Theil umhüllt, so dass das äusserste Ende desselben frei bleibt, und damit allein der Lichtwirkung ausgesetzt ist. Durch Vereinigung einiger oder auch vieler Nervenendigungen entstehen in verschiedenem Grade zusammengesetzte Sehorgane, deren die Lichtperception vermittelnde Elemente (Stäbchen) eine entweder convexe oder concave Schichte formiren. Eine andere Complication entsteht durch das Hinzutreten lichtbrechender Organe (Linsen), die wieder ausserordentlich mannichfaltige Verhältnisse darbieten, immer aber, mittelbar oder unmittelbar, aus dem Integument hervorgehen. Bei den Augen mit convexer Oberfläche der Stäbchenschichte sind sie in der Regel in einer der Zahl der percipirenden Endgebilde entsprechenden Summe vorhanden, während den Augen mit concaver Stäbchenschichte eine einfache Linse zukommt. Indess zu dem Nervenapparate des Sehorgans noch andere, dessen Leistungsfähigkeit modificirende oder erhöhende Einrichtungen hinzutreten, wird aus dem Auge eines der complicirtesten Organe des Organismus.

Auch bezüglich der Lagerung des Sehorgans am Körper gibt sich die Erscheinung der Differenzirung zu erkennen, indem in den niederen Abtheilungen die augentragenden Körpertheile sehr wechselnd sind, und

auch die Zahl der Augen bedeutend schwankt. Daran schliesst sich das Vorkommen einer grösseren Zahl von Sehorganen an dem zum »Kopfe« sich ausbildenden vordersten Körpertheile, bis endlich an demselben Theile nur eine auf zwei beschränkte Augenzahl sich findet. Wie diese verschiedene Lagerung des Sehorganes eine gemeinsame Ererbung durchaus umschliesst, so spricht sie zugleich für die selbständige Differenzirung der heterotopischen Organe aus einem indifferenten Apparate.

f) Respiratorische Organe des Integumentes.

(Haut-Kiemen.)

§ 40.

Dem Integumente, und damit dem Ectoderm kommt eine wichtige Rolle für die Bildung der Organe der Athmung zu. Vor der Entstehung derselben wird der Gasaustausch durch die gesammte Oberfläche des Körpers vollzogen und bei vielen niederen im Wasser lebenden Thieren findet diese Athmungsweise statt. Theils durch die Ortsbewegung des Körpers, theils durch besondere Organe, z. B. die Wimperhaare, wird ein Wechsel des umgebenden Mediums bewerkstelligt, und immer neue Mengen desselben mit der athmenden Fläche in Contact gebracht. Ist dies auch nicht die einzige Art der Athmung niederer Thiere, da auch die Einfuhr von Wasser ins Innere des Leibes, sowie die Bespülung des Darmcanals mit Wasser, gewiss nicht ohne Bedeutung ist, so ist sie doch als Ausgang einer grossen Reihe von Differenzirungen von hoher Wichtigkeit. Mit einer Localisation der Function auf beschränktere Strecken der Körperoberfläche gewinnen diese in der genannten Richtung eine besondere Ausbildung und gestalten sich in Compensation der Beschränkung der Localität zu blutführenden Fortsätzen, welche man als Kiemen bezeichnet. In vielen Fällen entstehen diese aus einer Differenzirung der Gliedmaassen (Würmer, Crustaceen). Die fortgesetzte Ausbildung der Kiemen erscheint in einer Oberflächenvergrösserung, die auf die mannichfaltigste Art erreicht wird. Sie ist sehr häufig mit einer Reduction der Zahl der Kiemenbildungen im Zusammenhang zu finden.

Die Bedeutung dieser Organe für den Körper ruft mancherlei Schutzvorrichtungen der im niedersten Zustande frei auf der Oberfläche des Körpers vorragenden Kiemen hervor. Indem benachbarte Integumenttheile sich zu deckenden Lamellen erheben, werden die Kiemen in Höhlungen geborgen (Kiemenhöhlen), für welche dasselbe Integument wieder Zu- und Abflusscanäle des der Athmung dienenden Wassers herstellt (Mollusken, höhere Crustenthiere). So beeinflusst die Ausbildung dieser Athmungsorgane auch andere Theile des Integumentes, deren directe Beziehung zur Athmung längst verloren gegangen ist.

g) Excretionsorgane.

§ 41.

Wie in den Athmungsorganen die gasförmigen Auswurfstoffe aus dem Organismus abgeschieden werden, so bestehen auch Einrichtungen zur Abscheidung fester oder tropfbar flüssiger Stoffe, die für den Organismus unbrauchbar geworden sind. Das Ectoderm leistet auch diese Function bei niederen Organismen wohl in allgemeiner Verbreitung, in höheren Lebensformen dagegen sind besondere Organe, Drüsen, dafür thätig. Von diesen im Allgemeinen als Secretionsorgane fungirenden Einrichtungen gehören nur jene speciell hieher, welche die Ausscheidung der Auswurfsstoffe besorgen, und die man als Excretionsorgane von denjenigen Drüsen unterscheidet, welche für den Organismus verwendbare Stoffe absondern, und entweder selbständig oder mit bestimmten Organsystemen vereinigt sind, und dann als Differenzirungen der letzteren sich darstellen.

Von den unter Betheiligung des Ectoderms gebildeten Absonderungsorganen wird die Excretnatur des Absonderungsproductes am wenigsten bezweifelt werden dürfen, da letzteres mit der Entleerung der Drüse auf directem Wege aus dem Organismus entfernt wird.

Unter mannichfaltigen, auf die Oberfläche des Körpers ausmündenden Drüsenorganen erlangt eine Kategorie eine allgemeinere Bedeutung. Sie umfasst die Nierenartigen Excretionsorgane, welche die stickstoffhaltigen Auswurfstoffe aus dem Körper abscheiden. Wenn diese Organe schon bei Würmern in ihrer scheinbar einfachsten Form weit im Leibe des Thieres sich verbreiten, so ist ihre Genese doch nur von Hautdrüsen ableitbar. Dies wird auch dadurch nicht geändert, dass in vielen Fällen (Anneliden, Mollusken) das auch sonst sehr modificirte Organ so zwischen der Leibeshöhle und dem umgebenden Medium einen Verbindungsweg herstellt, der in manchen Abtheilungen (Mollusken) sogar zur Einfuhr von Wasser benutzt wird. Bei anderen (Ringelwürmer) sind diese Organe in röhrenartiger Gestalt der Geschlechtsfunction dienstbar und fungiren bei Ausleitung der Producte derselben. Aus der Wiederkehr dieser Function für einen Theil des primitiven excretorischen Apparates (Urniere) der Wirbelthiere könnte auf eine Vererbung aus einem niederen Zustande geschlossen werden. Dem stellt sich aber vorerst die Verbindung jenes Apparates, nicht mit dem Integumente, sondern mit dem Darmrohr entgegen, eine Thatsache die einigermaassen nur dadurch aufgewogen wird, dass die erste Anlage der Urniere (Urnierengang) nicht von dem Darm aus, sondern ganz selbständig und unabhängig davon, von einer unmittelbar unter dem Ectoderm gelegenen Parthie des Mesoderms her erfolgt. In wiefern darin etwa eine ursprünglich gänzliche Trennung jenes Urnierenganges vom Darme erkannt werden kann, ist noch nicht bestimmbar.

h) Darmcanal.

§ 42.

Die Aufnahme der Nahrungsstoffe in den Körper wird bei einem Theile der niedersten Organismen durch endosmotische Vorgänge vermittelt, bei denen der Körperoberfläche die Hauptrolle zukommt. Bei anderen findet die Aufnahme fester Nahrung statt, indem das weiche, Pseudopodien entsendende Protoplasma in die Nähe des Körpers gelangende Nahrungsstoffe umschliesst (Rhizopoden). Die Bildung einer bestimmten, zur Nahrungsaufnahme dienenden Stelle der Körperoberfläche ist zwar ein Schritt zur organologischen Sonderung (Infusorien), aber indem von diesem oft sehr bedeutend differenzirten Munde aus die Nahrungsstoffe wieder in das das Innere des Körpers vorstellende Protoplasma gelangen, liegt hier noch keineswegs die Sonderung eines Darmcanals vor.

Erst mit der Differenzirung des Körpers in Zellenmassen bildet die innere einen nach aussen geöffneten Hohlraum umgrenzende Lage als Entoderm die Wandung einer gesonderten verdauenden Cavität. In der einfachsten, in der Gastrula repräsentirten Form ist das Entoderm die einzige Wandung der primitiven Darmhöhle. Die Entstehung eines Mesoderms lässt zu dieser aus Zellen bestehenden Entodermschichte noch andere Schichten von aussen hinzutreten, von denen eine Muskelschichte die wichtigste wird, denn durch sie wird der Darm zu selbständigeren Actionen befähigt. Die in den Darmschlauch führende Oeffnung dient — als Mund — zur Aufnahme der Nahrungsstoffe sowie sie auch unverdauten Resten der Nahrung zur Auswurfsöffnung wird. (Cölenteraten, viele Würmer). Das Auftreten einer Afteröffnung ruft eine fernere Trennung der Functionen hervor, und verwandelt den blind geendigten Darm in ein an zwei Enden offnes Rohr, dessen einzelne Abschnitte verschiedene Verrichtungen übernehmen, und damit differente Anpassungen eingehen. Der erste mit dem Munde zusammenhängende Abschnitt bildet eine zur Einleitung der Nahrung dienende Speiseröhre, denn erst der folgende meist erweiterte oder mit Blindsäcken ausgestattete Abschnitt bildet die eigentlich verdauende Cavität, den Magen, und der Endtheil des ganzen Apparates besorgt weitere Veränderung der Nahrungsstoffe sowie Ausleitung der Speisereste, indem er sich mit dem After nach aussen öffnet. Mit dieser Differenzirung des Darmrohres in einzelne ungleichwerthige Abschnitte ist die bedeutendste Complication gegeben, welcher fernere Differenzirungen untergeordnet sind. Ausser wechselnden und ausserordentlich mannichfaltigen Grössenverhältnissen der einzelnen Abschnitte entstehen am Darmrohre noch verschiedene Vorrichtungen, die entweder auf besondere neue Leistungen berechnet sind, oder nur eine fernere Arbeitstheilung

ausdrücken. Organe zum Ergreifen oder zum Zerkleinern der aufgenommenen Nahrung — Kauwerkzeuge — verbinden sich mit dem Munde, oder zeichnen einen Abschnitt der Speiseröhre aus. Auch im Magen sind solche Kauorgane zuweilen angebracht. Wo sie meist dicht hinter der Mundöffnung im Anfange der Speiseröhre sich finden, wird dieser Abschnitt häufig durch stärkere Musculatur ausgezeichnet, und als Schlundkopf oder Pharynx unterschieden.

Die Vergrösserung des Binnenraumes des Darmcanals bewirken Erweiterungen oder blindsackförmige Ausbuchtungen. Im Verlaufe der Speiseröhre entstehen Kropfbildungen, am Magen Blindsäcke, am übrigen Darme Blinddärme (Coeca) in mannichfaltiger Complication in der Zahl und Anordnung. Uebertrifft die Länge des Darmcanals jene des Körpers, so ordnet er sich in Form von auf- und absteigenden Schlingen oder von Spiraltouren, und passt sich so dem Umfange der ihn bergenden Leibeshöhle an. Für alle diese Verhältnisse ist die aufgenommene Nahrung sowohl hinsichtlich ihrer Quantität als Qualität von grösstem Einflusse. Sie sind somit gleichfalls von Anpassungen ableitbar.

Zur Bethätigung des Verdauungsprocesses im Allgemeinen stehen mit dem Darmcanale Absonderungsorgane in Verbindung, deren Producte auf die Nahrungsstoffe lösend, chemisch verändernd einwirken. Solche Drüsen sind bald über den ganzen Darmcanal verbreitet, bald zeichnen sie nur bestimmte Abschnitte aus. In der einfachsten Form sind sie von der Darmwand noch nicht differenzirt und dann häufig keine selbständig abgegrenzten Theile. Die von der Darmwand gesonderten werden vornehmlich in zwei Abtheilungen unterschieden. Eine davon stellt die in die Mundhöhle oder in die Nähe derselben ausmündenden Drüsen vor, die man als Speicheldrüsen bezeichnet. Eine andere Gruppe findet sich an dem der Verdauung dienenden Abschnitte, und wird als gallebereitender Apparat, Leber, angesehen. Es ist wohl zu beachten, dass die Bezeichnungen solcher Organe mit Namen, welche von den physiologisch genauer gekannten Organen höherer Organismen hergenommen sind, nur als hypothetische gelten können, da von einer physiologischen Erkenntniss der meisten Organe niederer Thiere noch keine Rede ist. Das gilt vorzüglich von den meist gefärbt erscheinenden Epithelien des Darmes, die man häufig als »Leber« zu bezeichnen pflegt. Mit der verdauenden Cavität ist dieses Organ in Form eines Epithels bei den Cölenteraten, manchen Würmern und auch bei den Insecten verbunden, bis es sich auf bestimmte blindsackartige Anhänge des Darmcanals beschränkt, und somit den ersten Grad von Selbständigkeit aufweist. Die Leber erscheint dann entweder in Form zahlreicher dem Darmcanal in grösserer Ausdehnung besetzenden Follikel, oder sie bildet grössere Drüsencomplexe, welche bald zerstreut, bald vereinigt in den Darmcanal einmünden. Die Differenzirung der Leber läuft also auf eine allmähliche Ablösung des Organes vom

Darme hinaus, so dass es am Ende dieser Reihe nur durch seine Ausführgänge mit dem Darmcanal verbunden ist (höhere Mollusken, Wirbelthiere).

i) Respiratorische Organe des Darmes.

§ 43.

Die sämmtlichen vorhin aufgeführten Differenzirungen des aus dem Entoderm gebildeten primitiven Darmes betrafen nach dem Principe der Arbeitstheilung entstandene, auf die Aufnahme und Verdauung der Nahrungsstoffe bezügliche Organe, welche den Darm keine wesentlich neue Verrichtung leisten lassen. Eine solche erscheint mit der respiratorischen Bedeutung des Darmes. Ob diese bereits in der primitiven Darmform bestehe, ist nicht festzustellen, doch bleibt es wahrscheinlich, da das Entoderm ebenso vom umgebenden Medium bespült wird, wie die äussere Schichte des Körpers. Bestimmter wird dieses Verhältniss durch die Wahrnehmung eines regelmässigen Einströmens von Wasser in den Enddarm wie bei manchen Würmern und Mollusken. Diese Erscheinung weist einfach auf die respiratorische Function des Darmes, hat aber direct nichts mit der Entstehung aus dem Darmrohr sich sondernder Athmungsorgane zu thun.

Die Bildung eines Respirationsorganes erfolgt am vordersten Abschnitte des Darmes, dessen Wände von seitlichen Oeffnungen durchbrochen durch ihre Beziehungen zum Gefässsystem respiratorische Bedeutung empfangen. Diese schon in niederen Abtheilungen auftretende Einrichtung wiederholt sich bei den Wirbelthieren. An den Wandungen der Spalten dieses Vorraums des Darmes entstehen Fortsätze, und damit bildet sich ein Kiemenbesatz an den Oeffnungen aus, durch welche jener Raum nach aussen communicirt. Ein Theil des ursprünglichen Darmrohrs wird dadurch zu einem besonderen Abschnitte umgewandelt und bildet eine respiratorische Cavität, an deren hinterem Ende das ausschliesslich der Ernährung dienende Darmrohr beginnt.

Eine andere Form von Athmungsorganen sondert sich aus der Darmwand in Gestalt divertikelartiger Ausbuchtungen an einem vordern Abschnitte des Darmes. Dieser Anhang des Darmes wird mit Luft gefüllt, und hat bei den Fischen als Schwimmblase wohl nur eine hydrostatische Bedeutung. Mit einer Veränderung der Kreislaufsverhältnisse allmählich zu einem Athmungsorgane umgewandelt gehen daraus die Lungen hervor, an deren Einführwegen in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere wiederum neue Organe, jene der Stimmerzeugung sich ausbilden.

k) Fortpflanzungsorgane.

§ 44.

Die Erscheinung der Vermehrung des Individuums steht ursprünglich mit der Ernährung in engem Zusammenhange. Indem durch die letztere das Wachsthum des Körpers und damit eine Volumvergrösserung bedingt wird, geht daraus ein Zustand hervor, in welchem der Organismus das ihm in Ueberschuss zugeführte Ernährungsmaterial zum Hervorbringen eines neuen Individuums verwendet. Wie bei den Elementarorganismen dieser selbe Process mit einer Sprossenbildung beginnt und mit einer Theilung des Körpers abschliesst, so bilden jene Vorgänge auch für die niederen Formen der Fortpflanzung verbreitete Erscheinungen. Je nach der Quantität des von einem bestehenden Organismus zur Bildung eines neuen verwendeten Materiales entstehen wieder mehr oder minder verschiedene Vermehrungsweisen.

Diese in den unteren Abtheilungen des Wirbellosen sehr verbreitet vorkommenden Vermehrungserscheinungen der Sprossung, Knospung und Keimbildung besitzen theilweise Beziehungen zur geschlechtlichen Differenzirung, die bereits bei den Protisten auftritt. Sie leitet sich von einem Zustande ab, in welchem zwei gleichartige Keimzellen zu einem sich dann weiter entwickelnden Organismus verschmelzen. Aus einem fernerhin ungleichen Verhalten der beiden sich verbindenden Keimzellen entspringt die Sonderung beider in Eizelle und Samenzelle, welche durch das ganze Thierreich mit zahlreichen, besonders die Samenzelle betreffenden Modificationen die Formelemente der geschlechtlichen Zeugungsstoffe vorstellen. Die geschlechtliche Fortpflanzung steht also nur in einem scheinbaren Gegensatz zur ungeschlechtlichen. Als Bildungsstätte der Zeugungsstoffe erscheint in dem niedersten Zustande das Entoderm (Cölenteraten), welches sich dadurch in neuer Bedeutung zeigt. In den höheren Abtheilungen liefert das Mesoderm die Anlage, das Bildungsmaterial für jene Elemente, und es bleibt vorerst noch fraglich, ob hierin ein fundamental neues Verhalten zu erkennen ist, oder ob jene Beziehung nicht von der secundären Natur des Mesoderms sich ableitet.

Im einfachsten Falle bilden sich die beiden Zeugungsstoffe an besonderen, aber noch nicht durch eigene Vorrichtungen ausgezeichneten Körperstellen, die dann als Geschlechtsorgane fungiren. Diese erscheinen meist in der Form von Drüsen (Keimdrüsen). Die samenerzeugenden Organe nennt man Hoden, die eierzeugenden Eierstöcke, Ovarien. Einen Schritt weiter gehend, treffen wir die Keimdrüsen noch mehr differenzirt; während im einfachsten Zustande die Producte jener Organe entweder in den Darm oder in die Leibes-

höhle des Thieres, oder auch unmittelbar nach aussen gelangen, wobei sie sich blos von ihrer Bildungsstätte abzulösen hatten, so treten allmählich oft in sehr complicirter Weise gestaltete Ausführwege hinzu. Für die samenerzeugenden Organe bilden sich an den Ausführgängen (Samenleiter) Behälter, welche zur Ansammlung des Sperma dienen, aus der Wand dieser Canäle differenziren sich Drüsen, welche eine dem Sperma sich beimischende Flüssigkeit absondern, endlich entstehen Vorrichtungen, welche das Sperma in die anderseitigen Apparate übertragen, Organe der Begattung. Nicht minder verschieden stellen sich die Differenzirungen des eibildenden Organes dar: der Ausführgang (Eileiter, Oviduct) des Eierstockes ist mit Erweiterungen ausgestattet, in welchem die Eier bald besondere Umhüllungen erhalten, bald sich weiter entwickeln. Man bezeichnet diese Abschnitte der Ausführwege als Uterus, Fruchthälter. Besondere Drüsen entstehen als »Dotterstöcke« aus den Keimdrüsen und liefern bald eine vom Ei verwendete Substanz, bald blosses Hüllmaterial. Anhangsgebilde nehmen den bei der Begattung übertragenen Samen auf, stellen Receptacula seminis vor, und endlich dienen wieder andere Theile zur Aufnahme des Begattungsorganes, oder zur Absetzung oder Aufbewahrung der Eier.

Das Verhalten der ei- und samenbereitenden Organe zu einander zeigt sich sehr verschiedenartig, und muss gleichfalls vom Standpuncte der Differenzirung aus beurtheilt werden. In den unteren Abtheilungen sind beiderlei Organe mit einander vereinigt, zuweilen sogar derartig, dass zur Production von Samen und Eiern ein und dieselbe Drüse (Zwitterdrüse) thätig ist. Auch die Ausführwege sind vielfach ganz oder theilweise gemeinsam. Bei anderen Zuständen ist die Keimstätte nach beiderlei Producten getrennt, Hoden und Eierstöcke existiren als discrete Organe, bei denen nur die ausführenden Apparate auf verschieden langen Strecken vereinigt sind, oder jeder von ihnen besitzt seine besondere Ausmündung. Beiderlei Zeugungsorgane in sich vereinigende Thiere bezeichnet man als Zwitter, Hermaphroditen. — Eine Trennung erscheint nicht selten in der zeitweise wechselnden Thätigkeit der Organe vorbereitet, indem bald nur die einen, eibildenden, bald die andern, samenerzeugenden, in Function sind

Da der hermaphroditische Zustand den niederen vorstellt, so ist die geschlechtliche Trennung von ihm aus abzuleiten. Diese Aenderung erfolgt durch Verkümmerung des einen oder des anderen Apparates, so dass die Zwitterbildung für die Trennung der Geschlechter die Unterlage abgibt. Diese Differenzirung durch einseitige Rückbildung muss für die verschiedenen Ausbildungszustände statuirt werden, so dass sie nicht blos für an sich niederstehende Organe auftritt. Die Ontogenie zeigt nämlich an sehr hoch sich ausbildenden Apparaten eine primitive Vereinigung von beiden Geschlechtsorganen und lässt das Individuum auf einem gewissen Entwickelungsstadium mit herma-

phroditischer Anlage erscheinen. Die geschlechtliche Trennung beeinflusst mit ihrem Vollzuge den gesammten Organismus, indem sie für jedes Geschlecht eine Reihe von Umänderungen hervorruft, die selbst bei ursprünglich der Geschlechtsfunction ferne stehenden Organen sich kund geben.

Mit einer Vertheilung von beiderlei Organen auf verschiedene Individuen vollendet sich die geschlechtliche Differenzirung. Es sind nunmehr behufs der Fortpflanzung nicht nur zwei differente Zeugungsstoffe, Samen und Eier, nicht blos zwei verschiedene, jene bildenden Apparate erforderlich, sondern es sind zwei Individuen nothwendig, die man als männliche und weibliche unterscheidet.

Leibeshöhle und Gefässsystem.

§ 45.

Die durch die Verdauung bereiteten, zur Ernährung des Körpers dienenden Stoffe werden bei den feste Nahrung aufnehmenden Abtheilungen der Protisten von den verdauenden Hohlräumen aus einfach im Protoplasma des Körpers vertheilt. Mit der Bildung eines discreten Darmschlauches findet dieser Vorgang durch die Wandung des letzteren direct in das Parenchym des Körpers statt, so dass vom Entoderm her das Mesoderm und Ectoderm mit den von ihnen differenzirten Organen ernährt werden. Diese Verhältnisse sind nur für Cölenteraten und einige Abtheilungen der Würmer charakteristisch. Bei vielen anderen geht im Mesoderm eine Sonderung vor sich, die entweder durch das Auftreten canalartiger Hohlräume, oder durch eine gänzliche Spaltung des Mesoderms in eine äussere dem Ectoderm und eine innere dem Entoderm sich anschliessende Platte sich ausspricht. Zwischen dieser dermalen und gastralen Schichte des Mesoderms findet sich die Leibeshöhle oder perienterische Höhle (Cölom, Häckel), in der ein Fluidum, das als ernährende Flüssigkeit anzusehen ist, sich ansammelt. Finden sich Formelemente in derselben, so werden sie von Zellen des Mesoderms abzuleiten sein. Diese Flüssigkeit dient noch nicht ausschliesslich der Ernährung, sie wirkt ebenso bei der Locomotion, indem sie nach dem Willen des Thieres einzelne Theile des Körpers zu schwellen vermag. Dabei kommt auch dem in den meisten dieser Fälle von aussen her in die Leibeshöhle aufgenommenen Wasser eine wichtige Rolle zu.

Die Bewegung des Fluidums im allgemeinen Leibeshohlraume wird anfänglich durch die Bewegungen des Körpers vermittelt. Contractionen und Expansionen der Körperwand unterwerfen die vom Hautmuskelschlauch umschlossene Flüssigkeit einem beständigen Ortswechsel, der als die niederste Form eines Blutumlaufs betrachtet werden kann. Niedere Würmer bieten hiefür Repräsentanten. Die Bahn hat hier weder

selbständige Wandungen, noch besitzt sie besondere den Umlauf regulirende Vorrichtungen.

In manchen Abtheilungen bleibt es bei der Bildung dieser Leibeshöhle (Bryozoën); bei anderen entstehen canalartige Höhlungen, die in regelmässiger Anordnung als Gefässe erscheinen, und fernere Complicirungen eingehen können. Ihr Inhalt stellt die Blutflüssigkeit vor (Nemertinen). Tritt hiezu noch die Bildung einer perienterischen Höhle, so ist das theilweise in sie eingelagerte Gefässsystem entweder vollständig von letzterem abgeschlossen (viele Anneliden), oder es steht mit ihr an einzelnen oder vielen Stellen im offenen Zusammenhang (Mollusken, Arthropoden, Wirbelthiere). Letzteres Verhalten wird voraussetzen, dass die Gefässräume als Abschnitte der Leibeshöhle entstanden, während im ersteren Falle die Entstehung der Leibeshöhle erst nach der Gefässbildung erfolgt ist. Die Bildung der Leibeshöhle ist daher hier als ein secundärer Vorgang zu betrachten, und die Hohlraumbildung im Mesoderm ist in zweifacher Weise erfolgt, das erste Mal zur Entstehung der Blutgefässe, das zweite Mal zu jener der Leibeshöhle hinführend.

§ 46.

Einzelne Abschnitte des die Blutbahn vorstellenden Hohlraumsystems bilden sich durch Entwickelung von Musculatur in ihren Wänden zu contractilen Gefässen aus. Indem diese durch rhythmische Thätigkeit das regelmässige Zu- und Abströmen des Blutes bewerkstelligen, entsteht der erste circulatorische Apparat. Die Richtung des Blutstroms ist damit noch keine constante, und derselbe kann bald nach der einen, bald nach der andern Seite getrieben werden. Die durch besondere Contractilität ausgezeichneten Abschnitte des Gefässsystems sind bald in ausgedehnterem Maasse vorhanden, bald auf kürzere Stellen beschränkt. Sie erscheinen als die Anfänge einer Herzbildung.

Das Herz ist somit ein aus der Blutgefässbahn differenzirtes Organ, welches in der einfachsten Form einen Abschnitt der Gefässe vorstellt, der nach beiden Richtungen seinen Inhalt fortbewegen kann. Erst mit dem Auftreten von Klappen an den Ostien des Herzschlauchs bildet sich eine Beständigkeit in der Richtung aus, und dabei complicirt sich auch der Bau des Herzens, der durch Theilung des Binnenraums in einzelne Abschnitte (Kammern und Vorkammern) sich weiter vermannichfacht. Solche contractile Bildungen erscheinen häufig als die einzigen differenzirten Theile des vom Leibeshohlraume vorgestellten Blutgefässsystemes. Das Blut gelangt aus dem Herzen entweder sofort in lacunenartige, zwischen den verschiedenen Organen befindliche Abschnitte der Leibeshöhle, und von diesen wieder zum Herzen (Arthropoden), oder es sind vom Herzen ausgehende bestimmte Gefässe vorhanden, welche bald an Stelle der Hohlräume

den Körper durchziehen, bald nur theilweise die lacunäre Bahn vertreten, indem sie nicht bis zum Herzen zurück in Gefässe sich fortsetzen, sondern unmittelbar in Lacunenbildungen übergehen. Der letztere Fall zeigt den Leibeshohlraum noch als einen Abschnitt der Blutbahn, die nur theilweise durch wahre Gefässe vorgestellt wird (Mollusken). Bei vollkommener Ausbildung der Gefässbahn in Verbindung mit einer Differenzirung des Herzens gliedert sich das Gefässsystem in drei Abschnitte. Der vom Herzen ausführende, das Blut im Körper vertheilende Abschnitt wird als der arterielle bezeichnet, die Gefässe heissen Arterien. Der das Blut zum Circulationscentrum zurückleitende Weg wird durch die Venen vorgestellt, und den zwischen den zu- und ableitenden Gefässen liegenden Bahnabschnitt bildet ein Maschenwerk feinster Canälchen (Capillaren). Sehr häufig wird dieser intermediäre Abschnitt durch ein Lacunensystem ersetzt, wobei dann auch die venösen Bahnen zum grossen Theil der besonderen Wandungen entbehren.

Ausbildung der Organe.

§ 47.

Der mit der fortschreitenden Differenzirung der einzelnen Organe an diesen sich äussernde Zustand erscheint als eine Complication derselben, durch welche in einer ihrem Grade entsprechenden Weise das Organ vom primitiven Zustande sich entfernt. Indem der letztere den niedern Zustand vorstellt, leitet die Differenzirung eine einem höheren Zustande entsprechende Vervollkommnung ein. Diese erhellt aus dem der Differenzirung zu Grunde liegenden, schon oben (S. 14) erörterten Principe der Arbeitstheilung, demzufolge eine Leistung um so vollkommener geäussert werden kann, je exclusiver das Organ sich dazu verhält. Je mehr ein Organ in einer einzigen Richtung thätig ist, desto günstiger sind für es die Bedingungen der Ausbildung in dieser Richtung, weil von anderseitigen Anforderungen keine Concurrenz besteht. Eine Gliedmaasse die zugleich Kieme ist, also locomotorische und respiratorische Function in sich vereinigt, wird einen niederern Zustand vorstellen als eine aus der Scheidung der beiden Functionen hervorgehende Einrichtung, wo ein von der Gliedmaasse abgelöster Theil die Kieme, der übrige das Bewegungswerkzeug repräsentirt. Im ersteren Falle ist die Locomotion für die Respiration erforderlich, im letzteren Falle dagegen bestehen beide von einander unabhängig, die Respiration wird ohne Locomotion vollzogen, wobei besondere den Wasserwechsel besorgende, somit die Locomotion in dieser Hinsicht ersetzende Organe sich ausbilden. An beiden Organen ist damit die für die einseitige Weiterbildung nöthige Selbständigkeit gegeben.

Der durch die Differenzirung auf die Ausbildung wirkende Factor

muss in der im Kampfe ums Dasein gesteigerten oder modificirten Leistung des Organes, also in Anpassung an äussere Lebensbedingungen gesucht werden, wobei auch der Vererbung eine Bedeutung zukommt. Durch letztere wird nämlich nicht blos eine Fortsetzung der erworbenen Charaktere bedingt, sondern es vermag durch sie auch eine Steigerung derselben erzielt werden.

Rückbildung der Organe.

§ 48.

Eine von der Differenzirung abhängige, weil sie voraussetzende gesetzmässige Erscheinung ist die **Rückbildung** oder **Reduction**. Ihr Resultat ist an sich das Gegentheil des Resultates der Differenzirung. Letztere liefert Complicationen des Organismus, die Reduction dagegen Vereinfachungen, und lässt damit Organe oder Organismen wieder auf relativ niedere Stufen zurücktreten. In Beziehung auf den Gesammtorganismus und das Verhalten desselben zu anderen, leistet die Reduction jedoch ähnliches wie die Differenzirung, indem sie zur Mannichfaltigkeit der Formzustände beiträgt.

Sie kann entweder nur einzelne Einrichtungen des Körpers, oder grössere Organcomplexe, oder endlich den ganzen Körper betreffen, zeigt daher, wie die Differenzirung, sehr verschiedene Grade. Verschieden ist sie wieder, je nachdem sie sich am Individuum, oder an der Art, oder an der Gattung äussert. Dort wird sie als ein Process, hier nur als ein Zustand wahrzunehmen sein, welch' letzteren man nur durch Vergleichungsreihen verwandter Formen in die einzelnen Stadien eines Vorganges zerlegen kann. Hinsichtlich der ihr unterliegenden Organe sind zweierlei Verhältnisse zu unterscheiden. Das der Rückbildung unterworfene Organ kann ausserhalb der Summe von Einrichtungen stehen, welche dem bezüglichen ausgebildeten Organismus zukommt, und besitzt dann nur eine vorübergehende, provisorische Bedeutung. Solche im Verlaufe der Entwickelung liegende Reductionen können an sich Vereinfachungen hervorbringen, indem aber die gleichzeitig an anderen Theilen stattfindende Differenzirung wieder neue höhere Organe schafft, ist jene Rückbildung kein den Organismus niederhaltendes Moment, vielmehr gibt sie für das Umsichgreifen einer anderen Richtung der Differenzirung eine Bedingung ab. Hieher gehören die Rückbildungen der Attribute gewisser Entwickelungszustände des Individuums (Larvenorgane). (Vergl. § 5.)

Die andere Art der Rückbildung betrifft Organe, die dem ausgebildeten Organismus oder seiner Anlage angehören. Sowohl das bereits gebildete, in voller Function erscheinende, als das erst angelegte, primär differenzirte Organ kann ihr unterliegen, und dadurch wird der Rückbildungsprocess in verschiedenem Maasse deutlich. Wird nur das

angelegte Organ betroffen, so liegt der Vorgang oft schwer erkennbar zwischen den am übrigen Organismus Platz greifenden Differenzirungsprocessen. Dagegen muss der Process um so prägnanter erscheinen, je mehr die Differenzirung bereits vorgeschritten oder vollendet war.

Die Reduction eines Organes steht in nothwendigem Zusammenhang mit der Function, deren Aenderung als das die Rückbildung bedingende Moment gelten muss. Die Aussergebrauchstellung eines Organs ruft dessen regressive Veränderung hervor, wobei man sich freilich die erstere ebensowenig als nur vorübergehend, wie die letztere als plötzlich oder rasch auftretend vorzustellen hat. Wenn auch durch die Reduction im Ganzen eine Vereinfachung der Organe und damit auch des Organismus hervorgerufen wird, so ist dadurch noch keine den Organismus auf eine absolut tiefere Stufe führende Erscheinung gegeben. Vielmehr kann die Reduction, ähnlich wie sie bei Entfernung der Larvenorgane eine höhere Differenzirung möglich macht, auch für ganze Reihen von einander abstammender Organismen höhere Formen schaffen, indem sie das übrig bleibende sich selbständiger entwickeln lässt. Hier gilt wieder die Reduction als Vorbereitung der Differenzirung. Vorwiegend betrifft sie die Zahlenverhältnisse der Theile, die mit der Verminderung sich individuell vervollkommnen.

Da die Rückbildung als ein allmählich sich äussernder Process erscheint, treten die davon betroffenen Organe uns in verschiedenen Stadien entgegen. Diese rudimentären Organe werden für die vergleichende Anatomie zu bedeutungsvollen Fingerzeigen für den Nachweis verwandtschaftlicher Beziehungen, und lehren zugleich, wie ein Organ auch ohne die ihm ursprünglich zukommende Function, ja sogar häufig ohne eine für die Zwecke des Organismus verständliche Bedeutung sich noch längere Zeit forterhält, ehe es völlig verschwindet.

Die Rückbildung kann jedes Organsystem treffen, und an jedem Bestandtheil eines solchen sich kundgeben. Sie äussert sich ebenso an der Form wie am Volum und der Zahl der Theile, und trifft nicht minder die Texturverhältnisse. Die Bedingungen dazu sind zunächst in Verhältnissen zu suchen, die ändernd auf den Organismus einwirken. Je nach der Summe der betroffenen Organe wird die Reduction mehr oder minder am ganzen Organismus sich kundgeben.

Correlation.

§ 49.

Die Differenzirung wie die Reduction bedingen in den ihnen zu Grunde liegenden Causalmomenten eine neue Erscheinungsreihe, in welcher wir die Kundgebung eines höchst wichtigen Gesetzes sehen. Wie schon aus dem Begriffe des Lebens als der harmonischen Aeusserung einer Summe gesetzmässig sich bedingender Erscheinungen hervorgeht,

kann keine Thätigkeit eines Organs in Wirklichkeit für sich bestehend gedacht werden. Jegliche Art von Verrichtung setzt eine Reihe anderer Verrichtungen voraus, und so muss auch jedes Organ innige Beziehungen zu den übrigen besitzen und von den andern abhängig sein. Dieses zuerst von Cuvier näher begründete, und als Correlation bezeichnete Verhalten bahnt uns den Weg, auf welchem wir zu einer richtigen Auffassung des thierischen Organismus gelangen können. Vor Allem stellt sich hier obenan die Würdigung des Organismus als eines individuellen Ganzen, das ebenso durch seine Theile bedingt ist, wie ein Theil den andern voraussetzt. Die Correlation ist eben darum ein nothwendiger Ausfluss dieser Auffassung.

Sowohl die Einrichtungen im Grossen, als auch die anscheinend untergeordnetern Zustände der Organisation zeigen ihre Wechselbeziehung zu einander, und eine an einem Organsysteme gesetzte Veränderung ruft gleichzeitig an einer verschieden grossen Anzahl anderer Apparate Modificationen hervor. Diese sind also Anpassungen an Veränderungen, die wieder aus Anpassungen hervorgegangen sein können. Sie sind jedoch secundärer Natur, während jene die primären vorstellen, deren Quelle in der Aussenwelt zu suchen ist.

Man kann diese Wechselbeziehung oder Correlation in nähere und entferntere theilen, davon die erstere an einem Organsystem oder den damit functionell zusammenhängenden anderen Organsystemen sich äussern, indess die letztere an den functionell weiter abstehenden Organen zur Erscheinung kommt. In der Beurtheilung der Correlation leiten wesentlich physiologische Principien, es ist daher zu ihrer Erkenntniss die Kenntniss der Leistungen der einzelnen Organe oder doch die Schätzung ihres Werthes für die Oekonomie des Thierleibes unerlässlich. Ebenso ist von Wichtigkeit die Bekanntschaft mit den äusseren Lebensverhältnissen des Thieres, weil aus dieser sich die ursächlichen Momente ergeben, auf welche ganze Reihen von Beziehungen der Organe sich stützen.

Indem so die bestimmenden Momente für die Veränderungen des Organismus ausserhalb des letztern liegen oder doch zum grossen Theile dort zu suchen sind, entziehen sie sich unserer Aufgabe.

Systematische Gliederung des Thierreiches.

§ 50.

In der Gesammtorganisation jedes Thieres erkennt man eine Anzahl von Einrichtungen, welche es mit einer verschieden grossen Anzahl anderer Thiere gemeinsam hat. Diese Verhältnisse sind theils allgemeiner Natur, betreffen die Lagerungsbeziehungen der wichtigsten Organsysteme oder die Anordnung der letzteren selbst, theils finden

sie sich in specieller Ausführung der einzelnen Organe gegeben, und gehen da bis zu Uebereinstimmungen der Form-, Volum- und Zahlenverhältnisse herab. Der ordnende Geist des Menschen hat für diese Beziehungen der Organismen zu einander bestimmte Begriffe geschaffen, indem er die Summe aller sich im Wesentlichen gleich verhaltenden Individuen als Art bezeichnete, die durch eine Anzahl von Einrichtungen einander ähnlich erscheinenden Arten zur Gattung vereinigte und endlich diese wieder in grössere Abtheilungen, zu Familien, Ordnungen und Classen verband. Daraus entstand das zoologische System, welches auf Erkennung und Verbindung des Uebereinstimmenden, Unterscheidung des Getrennten beruhend, sich als der Ausdruck der Gesammterkenntniss des Thierreiches ergibt.

So lässt sich das gesammte Thierreich in eine Anzahl von grösseren Abtheilungen bringen, deren jede durch eine Summe von Eigenthümlichkeiten von der anderen verschieden ist. Der daraus resultirende Charackter zeigt sich durch alle Unterabtheilungen und lässt sich selbst bei grossen Verschiedenheiten des Einzelnen noch erkennen. Dies hat man als »Typus« bezeichnet. Typus bedeutet also eine Summe am Organismus sich äussernder Charaktere, die innerhalb einer grössern Abtheilung des Thierreiches herrschend sind, indem sie sowohl im Laufe der Entwickelung als im ausgebildeten Zustande sich aussprechen. Danach sind solch' grössere, von anderen durch gewisse Grundzüge der Organisation verschiedene Abtheilungen selbst als »Typen« bezeichnet worden.

Innerhalb jedes Typus bemerken wir an den ihn zusammensetzenden Abtheilungen eine Variation der Einrichtungen, so zwar, dass nicht selten gerade das für den Typus Charakteristische in einzelnen Formen verloren zu gehen scheint. Dann ist es immer die Ontogenie, welche den Zusammenhang der betreffenden Organismenformen mit dem »Typus« erkennen lässt.

Wenn wir wissen, dass die Uebereinstimmung der Organisation in verschiedenen Individuen sich aus der gemeinsamen Abstammung erklärt, dass also jene Uebereinstimmungen auf einer Vererbung beruhen, so werden wir entferntere Aehnlichkeiten auch auf Rechnung einer entfernteren Verwandtschaft setzen müssen. Die einer Art (Species) angehörenden Individuen betrachten wir somit als näher unter einander verwandt, als die Repräsentanten verschiedener Arten, und innerhalb der Art werden wieder die durch einzelne Besonderheiten ausgezeichneten Individuen, die man als Unterart (Subspecies) zu vereinigen pflegt, gleichfalls von gemeinsamen Eltern abzuleiten sein.

Diese innerhalb kleinerer Kreise sich kundgebende Erscheinung, dass die Eigenthümlichkeiten der Organisation sich durch Vererbung auf andere Individuen fortsetzen, in dieser Weise anzuerkennen, trägt Niemand Bedenken. Zum grossen Theil unterstellt sie sich sogar der directen Beobachtung dadurch, dass sie uns die Nachkommenschaft den

Eltern ähnlich zeigt. Indem wir diese Auffassung der Verwandtschaft auch auf weitere Kreise übertragen, das Gemeinsame der Organisation als die Folge der gemeinsamen Abstammung beurtheilend und die Divergenz der Organisation von Anpassungen ableitend, stehen wir auf dem Standpunkte der Descendenztheorie. (Vergl. §§. 4 u. 5).

Innerhalb eines Typus hat sich eine thierische Organisationsform nach den verschiedensten Richtungen hin entfaltet, die allmählich vom Einfachen zum Complicirteren, vom Niederen zum Höheren hinleiteten. Aus fortgesetzter Differenzirung lassen sich die Kategorien ableiten, die wir als Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Classen unterscheiden. Wenn die Verschiedenheiten der Classen, Ordnungen etc. von einander so bedeutend sind, dass sie gänzlich unvermittelt sich darstellen, so haben wir hiebei in Erwägung zu ziehen, dass in den lebenden Formen uns nur die letzten Ausläufer grossartig verzweigter Entwickelungsreihen von Organismen vorliegen, die in früheren Zeiträumen lebten und allmählich untergegangen sind. Zum Theil, wenn auch nur zum allergeringsten, bezeugen dies die paläontologischen Urkunden. Es sind die in den Erdschichten erhaltenen Reste untergegangener Wesen, welche die Vorläufer, theilweise auch die Stammeltern der später lebenden Organismen waren. Da die lebenden nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Organismenwelt bilden, die im Laufe der geologischen Entwickelungsperioden existirte, so können wir nicht erwarten, dass weit zurückliegende Verbindungen überall gleich deutlich hervortreten, dass überall die Uebergänge nachweisbar und der genealogische Zusammenhang klar und ausser allem Zweifel sich erkennen lasse. Wie oben dargethan, bilden diese Nachweise den wichtigsten Theil der vergleichend-anatomischen Aufgabe.

Nach dieser Auffassung haben wir uns als Typus eine von einer Urform ausgehende Entwickelungsreihe von Organismen vorzustellen, die während der geologischen Entwickelung sich in viele Aeste und Zweige differenzirte, von denen die meisten während verschiedener Perioden zu Grunde gingen, während einzelne, wenn auch grösstentheils verändert, bis heute sich lebend erhielten. Das in diesen vielfachen Differenzirungszuständen sich forterhaltende, von der Stammform her mit Modificationen sich vererbende Gemeinsame bildet das Typische der Organisation.

§ 51.

Nicht für alle grossen Abtheilungen, die man als Typen aufzufassen pflegt, ist gemeinsame Abstammung der zugehörigen Formen in gleichem Maasse nachweisbar. Für manche Abtheilung ist sogar eine polyphyletische Genese in hohem Grade wahrscheinlich, so dass andere als genealogische Gründe die bezüglichen Organismen vereinigen lassen. Solche Abtheilungen sind demnach nicht als Stämme zu beurtheilen.

Dies gilt zunächst für die niederste Abtheilung, die der *Protozoën*, als welche ich einen Theil der von Häckel zu einem besonderen Reiche (dem der Protisten) vereinigten niedersten Organismen zusammenfasse. Auch für die *Würmer* ist eine monophyletische Abstammung zweifelhaft und selbst für höhere Abtheilungen, wie die der Arthropoden, bedenklich. Für andere dagegen ist die Auffassung als Stamm besser begründbar. Es wird also geboten sein, die grossen Abtheilungen als sehr *ungleichwerthige* anzusehen.

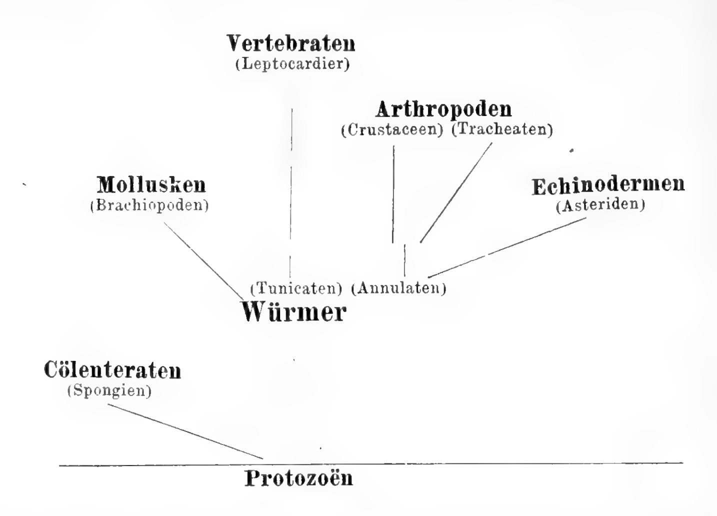
Von solchen Abtheilungen unterscheide ich folgende:

1. *Protozoën*. 2. *Cölenteraten*. 3. *Würmer*.
5. *Echinodermen*. 5. *Arthropoden*. 6. *Mollusken*.
7. *Vertebraten*.

Der ungleiche Werth dieser Abtheilungen äussert sich nicht nur in ihrer Zusammensetzung, sondern auch in dem Höhegrade der Entfaltung der Organisation, wie im Verhalten der niedersten Zustände. Obwohl in jeder Abtheilung, oder in jedem Stamme und seinen Verzweigungen eine vom Niederen zum Höheren fortschreitende Differenzirung sich kund gibt, so ist doch der Grad der Organisationsentfaltung ein sehr verschiedener, sowohl in den Zweigen eines und desselben Stammes, als auch in den verschiedenen Abtheilungen oder Stämmen unter sich. Durch die verschiedene Organisationshöhe der Einzelzweige lassen sich diese innerhalb des Stammes in verschiedene Rangordnungen bringen, und ebenso ergibt sich auch für die einzelnen Stämme eine bestimmte Rangordnung, je nach der Organisationsstufe, in der der Stamm mit einem seiner Zweige culminirt. Dadurch können wir *niedere* und *höhere Typen* unterscheiden.

Ein drittes Verhalten bezieht sich auf die Anfänge d. i. die niedersten Zustände der Typen, und dieser Punkt bereitet der näheren Prüfung grössere Schwierigkeiten. Einmal existiren in manchen Abtheilungen mehrere Formen, die man als niederste oder Ausgangsformen betrachten kann, und dann bieten diese eben durch die niedere Organisationsstufe, auf der sie stehen, auch bezüglich der Verwandtschaft indifferentere Verhältnisse. Doch lässt sich aus diesen niederen Formen in den höher organisirten Stämmen so viel mit Bestimmtheit erkennen, dass sie auf gewisse Abtheilungen niederer Stämme bezogen werden können. Somit besteht zwischen den einzelnen Stämmen eine Verbindung und die Stämme oder Typen sind keine völlig isolirten Abtheilungen, deren Anfänge selbständig und unabhängig von einander etwa durch Urzeugung hervorgingen. Durch diese erkennbaren Verknüpfungen muss die von der Cuvier'schen Typenlehre her starre Auffassung der Stämme bedeutend nachgiebiger werden, indem wir die Beziehungen der Typen zu einander in keiner andern Weise treffen, als die Abtheilungen innerhalb der Typen: in genealogischer Gliederung. Die einzelnen Stämme sind weiter von einander entfernt, als die sie zusammensetzenden Classen unter sich, und auch das Maass

der Entfernung ist ein überall verschiedenes, eigenthümlich für jedes einzelne Verhältniss. Das Verhalten der einzelnen grossen Abtheilungen zu einander lässt sich in folgendem Stammbaume darstellen.



Die genauere Umgrenzung der einzelnen Abtheilungen wird in den speciellen Capiteln gegeben werden, ebenso die Motivirung der hier nur angedeuteten verwandtschaftlichen Beziehungen.

Vergleichung der Organe.

§ 52.

In jeder einen Thierstamm repräsentirenden Abtheilung kommt eine Reihe von Organisationsverhältnissen zur Erscheinung, die mit der Entwickelung des betreffenden Typus eine bestimmte Richtung einschlagen, aber alle auf einfachere Grundformen sich zurückbeziehen, von denen sie abstammen; alle Organentfaltungen eines Typus stehen sonach in einem g e n e t i s c h e n Z u s a m m e n h a n g. Ein in dem einen Zustande einfacheres Organ zeigt sich ohne Wechsel seiner allgemeinen Beziehungen in einem andern Zustande auf einer höheren Stufe durch Differenzirung umgebildet, hat neue Abschnitte, neue Organe aus sich entfaltet. Wie bei der individuellen Entwickelung eine unmittelbare Fortsetzung der einzelnen Differenzirungszustände gegeben ist, so zeigt sich auch bei jedem Typus (in verschiedenem Maasse deutlich) eine Fortsetzung der sich differenzirenden Organe von einem Zustande in den andern. Wo die ausgebildete Form durch eine weitere Kluft von anderen Formen getrennt erscheint, da weisen die embryonalen Einrichtungen den Zusammenhang nach und füllen mehr oder minder die

Lücken. Von der individuellen Entwickelung unterscheidet sich die Entfaltung der zu einem Typus gehörigen Formen dadurch, dass sie nicht in einer einfachen Linie liegt. Von allen Stadien aus bilden sich Abzweigungen, die ihre eigene, das Wesentliche der Organisation zwar fortvererbende aber zugleich vielfach modificirende Richtung einschlagen. Dadurch bleibt das Grundverhältniss der Organe unverändert, und aus allen Graden der Modification, sei es durch Differenzirung oder durch Reduction, lässt sich das verwandtschaftliche Verhältniss der gemeinsamen Abstammung erkennen.

Bei diesen morphologischen Veränderungen der Organe erleidet auch die Leistung derselben Wandelungen, so dass ein und dasselbe Organ in verschiedenen Formzuständen verschiedenen Verrichtungen dient. Diese letzteren bleiben bei unserer Aufgabe untergeordnet, da wir es nur mit dem morphologischen Verhalten zu thun haben. Demgemäss unterscheidet die vergleichende Anatomie die morphologisch gleichwerthigen Organe als Homologa von den physiologisch gleichbedeutenden Organen oder den Analoga. Homologie und Analogie sind daher zwei scharf gesonderte Begriffe, von denen der eine die Beziehung des Organs zu seiner Genese, der andere jene zu seiner Verrichtung zum Objecte hat.

Der Bereich, in welchem Homologieen sich finden, wird in der Regel meist durch die Grenze des Typus abgesteckt. Die Vergleichung bewegt sich nur innerhalb eines Typus auf festerem Boden. Darüber hinaus trifft sie entweder nur Analogieen, da die Verwandtschaften der Organe differenter Typen mehr auf die Aehnlichkeit oder Uebereinstimmung der Function begründet sind, oder die Homologie ist doch minder sicher bestimmbar.

Wenn wir Körpertheile von morphologischer Uebereinstimmung als Homologa bezeichnen, so wird in Folge der verschiedenen Art dieser Uebereinstimmung auch der Begriff der Homologie wieder in zwei Hauptabtheilungen gespalten werden müssen. Wir unterscheiden eine allgemeine und eine specielle Homologie.

§ 53.

I. Allgemeine Homologie besteht, wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat. Die Kategorieen werden dann immer aus mehrfach im Körper vorhandenen Organen oder Theilen bestehen. Wenn wir die Körpersegmente eines Gliederthieres, die Wirbel, die Gliedmaassen eines Thieres etc. unter einander vergleichen, begründen wir allgemeine Homologien. Diese löst sich wieder in Unterabtheilungen auf, nach der Art der Organkategorie, die bei der Vergleichung diente.

1) Homotypie, an Organen, die sich als Gegenstücke zu ein-

ander verhalten, z. B. die Organe der beiderseitigen Körperhälften; die rechte Niere ist der linken, das rechte Auge dem linken homotyp u. s. w.

2) Homodynamie (die allgemeine Homologie OWENS, z. Th. auch dessen Homologie der Reihe in sich begreifend), zwischen Körpertheilen bestehend, die auf eine allgemeine, durch Reihenfolge sich äussernde Formerscheinung des Organismus sich beziehen. Dadurch dass diese Theile, den Typus des Organismus bestimmend, in der Längsaxe desselben angeordnet sind, unterscheidet sich die Homodynamie von der nächstfolgenden Art. Homodyname Theile sind die Metameren, also: die Segmente der Gliederthiere, Wirbelabschnitte (Urwirbel) der Vertebraten etc.

3) Homonomie. Sie bezeichnet das Verhältniss derjenigen Körpertheile zu einander, die an einer Queraxe des Körpers, oder nur an einem Abschnitte der Längsaxe gelagert sind. Die Strahlen der Brust- und Bauchflosse der Fische, die einzelnen Finger und Zehen der höheren Wirbelthiere sind homonome Gebilde.

Ausser diesen Unterabtheilungen der allgemeinen Homologie sind noch andere unterscheidbar, die jedoch von sehr untergeordneter Bedeutung sind.

§ 54.

II. Specielle Homologie (OWEN), Homologie im engeren Sinne. Wir bezeichnen damit das Verhältniss zwischen zwei Organen gleicher Abstammnng, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind. Da das Aufsuchen der speciellen Homologieen genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen erfordert, so ist die Vergleichung innerhalb der unteren Stämme, meist nur auf die Organsysteme beschränkt; erst bei den Wirbelthieren vermag sie sich auf engere Verhältnisse zu erstrecken. Wir können so z. B. unter den Würmern oder bei den Mollusken kaum einzelne Abschnitte des Darmrohres mit Sicherheit als homolog bezeichnen, indess wir bei den Wirbelthieren sogar unansehnlichere Gebilde (z. B. die Cöcalbildungen des Darmes, von den Amphibien an) mit Entschiedenheit als homolog erklären können. Am bestimmtesten sind die Homologieen an Skelettheilen nachweisbar. Der Nachweis der speciellen Homologieen bildet einen grossen Theil der Hauptaufgabe der vergleichenden Anatomie.

Die specielle Homologie muss wieder in Unterabtheilungen zerfällt werden, je nach dem Zustande der bezüglichen Organe, die entweder in ihrem morphologischem Befunde wesentlich unverändert, oder in demselben durch Hinzutreten oder Wegfall von Theilen geändert sein können. Ich unterscheide daher:

1) Complete Homologie, wenn das bezügliche Organ, wenn auch in Gestalt, Umfang und manchen anderen Beziehungen modificirt, sich in Lage und Verbindung unverändert und vollständig erhalten hat. Diese Homologie findet sich meist innerhalb der engeren Abtheilungen, seltener bei den weiteren Abtheilungen bis zu den Stämmen. Complete Homologie zeigen z. B. die Oberarmknochen von den Amphibien bis zu den Säugethieren, das Herz der Amphibien und Reptilien u. s. w.

2) Incomplete Homologie. Diese besteht darin, dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern ihm sonst völlig homologen noch andere, jenem fehlende Theile mit umfasst, oder umgekehrt: dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern um einen Bestandtheil vermindert ist. Als Beispiel mag das Herz der Wirbelthiere dienen. Von den Cyclostomen an ist das Organ durch den ganzen Stamm homolog; die Homologie ist aber incomplet, denn bei den Fischen liegt noch ein Theil des Venensinus ausserhalb des Herzens, der in den höheren Abtheilungen ins Herz aufgenommen wird, und z. B. bei den Säugethieren in den rechten Vorhof übergeht. Die Homologie zwischen Fisch- und Säugethierherz ist also incomplet durch Zunahme. In einem andern Falle kann sie durch Abnahme unvollständig sein. Der umgekehrte vorige Fall könnte hier ebenfalls als Beispiel dienen, wenn es gestattet wäre, das Fischherz als eine Reduction aufzufassen. Ein Beispiel bietet sich an den Brustflossen der Fische. Das Skelet dieses Organs befindet sich bei den Ganoïden oder Teleostiern durch Reduction in incompleter Homologie zu jenem der Selachier. Hier sind Theile verschwunden, die demselben Organe ursprünglich angehörten, wie im ersterwähnten Beispiele Theile zu einem Organe hinzukamen, die, obwohl anfänglich vorhanden, ihm doch nicht angehörten.

Literatur.

§ 55.

Für die wissenschaftliche Orientirung im Gesammtgebiete der Morphologie, vornehmlich mit Hinsicht auf die in den vorhergehenden Paragraphen nur in grösster Kürze behandelten Fragen ist als Hauptwerk zu sorgfältigem Studium zu empfehlen:

Häckel, E., Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Ch. Darwin reformirte Descendenztheorie. 2 Bde. Berlin 1866.

Ausserdem behandeln die Morphologie in fördernder Weise:

Carus, V., System der thierischen Morphologie. 1853.
Bronn, Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper. Leipzig und Heidelberg 1858.

a. Von umfangreicheren Werken über das ganze Gebiet:

Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiées par Duméril et Duvernoy. 5 vols. Paris 1799—1805. Unter dem Titel: Vorlesungen über vergl. Anatomie, übersetzt und mit Anmerkungen versehen von H. Froriep und J. F. Meckel. 4 Bde. Leipzig 1809—10.

— Leçons etc., recueillies et publiées par Duméril. Seconde édition. Tomes 8. Paris 1835—46.

Meckel, J. F., System der vergleich. Anatomie. 6 Bde. Halle 1821—33 (unvollendet, Geschlechtsorgane fehlen).

Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée et l'homme et des animaux. T. I—X. Paris 1857—72. Noch unvollendet.

Leydig, F., Vom Bau d. thierischen Körpers. I. Band. 1. Hälfte. Tübingen 1864.

b. Theile der vergleichenden Anatomie behandeln ausführlicher:

Huxley, Th. H., Lectures on the elements of comparative anatomy. (On the classification of animals and on the vertebrate skull.) London 1864.

c. Als Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie.

Carus, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818. Zweite Auflage als Lehrbuch der vergl. Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1834.

Wagner, R., Handbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Leipzig 1834. Neue Auflage als: Lehrbuch der Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1843—48. (Zweiter Band, die Anatomie der wirbellosen Thiere enthaltend, von H. Frey und R. Leuckart.

v. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Berlin 1845. Zweite Auflage als Lehrbuch der Zootomie. Bis jetzt nur Bd. I Heft 1—2, Anatomie der Fische und Amphibien enthaltend, erschienen.

Schmidt, O., Handbuch der vergl. Anatomie. Sechste Auflage. Jena 1871.

Owen, R., Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. London 2. Auflage 1855. — Of the vertebrate animals P. I. Fishes. London 1846.

Jones, Rymer, General outline of the organisation of the animal kingdom, and manual of comparative anatomy. 4th. Edit. London 1871.

Harting, P., Leerboek van de Grondbeginselen der Dierkunde in haren geheelen Omvang. Deel I—III. Tiel 1864—72. Enthält auch die vergl. Anatomie.

d. Iconographische Darstellungen vom Baue der Thiere bieten:

Carus, C. G., und Otto, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. 8 Hefte. Leipzig 1826—52.

Wagner, R., Icones zootomicae, Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.

Schmidt, O., Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.

Carus, V., Icones zootomicae. Leipzig 1857. Erste Hälfte. (Wirbellose Thiere.)

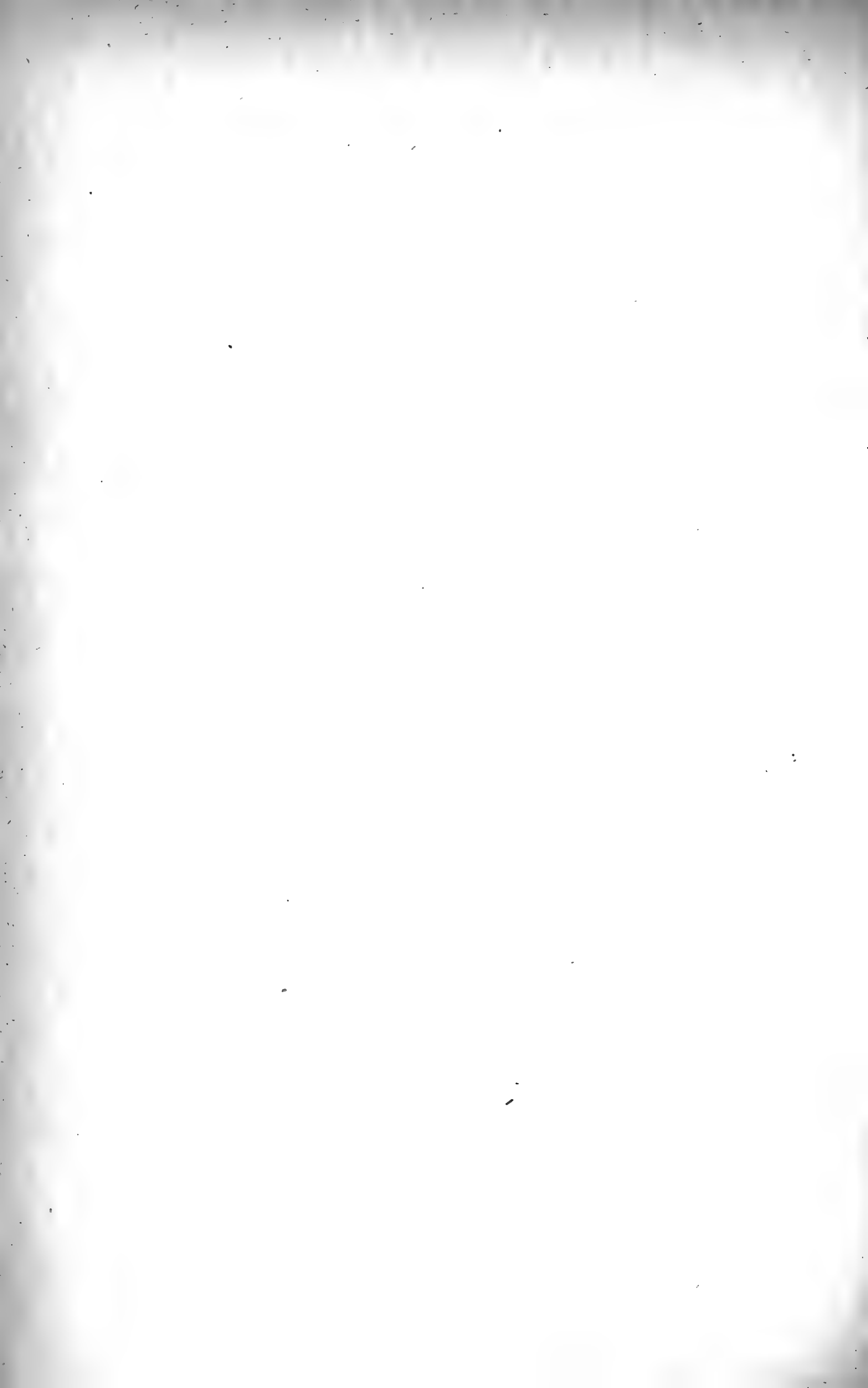
Leydig, F., Tafeln zur vergl. Anatomie. Erstes Heft. Tübingen 1864.

e. Vergleichende Gewebelehre.

Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankf. 1857.

Ausser diesen Werken ist auf zahlreiche Monographieen zu verweisen, sowie auf Abhandlungen und Aufsätze, welche die Schriften der Academieen und anderer gelehrten Gesellschaften, sowie die Zeitschriften für Naturgeschichte, für Zoologie und für Anatomie enthalten.

Specieller Theil.



Erster Abschnitt.

Protozoën.

Allgemeine Uebersicht.

§ 56.

Hieher zähle ich einige Abtheilungen jener Organismen, die durch die Einfachheit ihrer Organisation die niederste Stufe der Lebensformen beurkunden. Der Mangel an differenzirten Organen für die hauptsächlichsten Verrichtungen erscheint als das wesentlichste Merkmal. Aus diesem negativen Charakter geht die Unzulänglichkeit der Abgrenzung dieser Abtheilung hervor, an der etwas gemeinsam »Typisches« weder in dem Verhalten des Körpers zu seinen Formelementen, noch in der Organisation erkannt werden kann. Für keine der ihr beigezählten Gruppen ist in der Organisation etwas gegeben, was zwänge, sie unbedingt als Thiere anzusehen. Vielmehr besteht in dem Fehlen jeder geweblichen Differenzirung Grund, die hieher gerechneten Organismen mit anderen, die man als niedere Pflanzen zu betrachten pflegt, als zwischen Thier- und Pflanzenreich stehende Lebensformen zu betrachten. Darauf gründet sich die Auffassung Häckel's, der die sämmtlichen niederen, weder den Thieren noch den Pflanzen zuzuzählenden Organismen im Protistenreiche vereinigte, und damit die thatsächlichen Verhältnisse in richtige Beziehungen brachte. In Anerkennung dieser Auffassung scheint es unzulässig eine Abtheilung der Protozoën zu bilden. Es ist aber die Kenntniss der im Protistenreiche waltenden Organisationszustände für das Verständniss der thierischen Organismen von so hohem Werthe, dass ein gänzliches Uebergehen der Protisten dem Zwecke dieses Buches wenig entspräche. Desshalb behielt ich die Abtheilung der Protozoën hier bei, und führe in ihr eine Anzahl von Formen auf, die geeignet sind von den einfachen Zuständen der Organisation wie von dem geringen Grade der Sonderung ein Bild zu geben.

Als einfachste Formen führe ich die Amöben (Protoplasten Hkl.) an, die aus einen oder auch mehrere Kerne führendem Protoplasma

bestehen. Der Körper dieser Organismen zeigt bedeutende Formveränderungen als Lebenserscheinungen des Protoplasma. Nicht selten treten diese Formveränderungen durch Aussenden und Einziehen von Fortsätzen des Protoplasma auf (Pseudopodien).

Als eine zweite Abtheilung betrachte ich die Rhizopoden, die sich in zwei Unterabtheilungen, die Foraminiferen (Acyttaria Hkl.) und Radiolarien, scheiden.

Bei den Foraminiferen bildet das Protoplasma den gesammten Körper. Kernartige Gebilde fehlen entweder oder sind vorhanden, ohne dass jedoch dadurch eine Verschiedenheit im Verhalten des Protoplasma bedingt wäre. Ganz gleich verhält sich auch das Protoplasma der *Radiolarien*, bei denen weitergehende Differenzirungen auftreten. Einmal ist hier die im Innern des Leibes befindliche »Centralkapsel« anzuführen, dann in dieser liegende oder sie umgebende Bläschen und Zellen. Diese Theile erscheinen unzweifelhaft als Andeutungen eines zusammengesetzteren Baues, allein das indifferente Protoplasma besorgt noch wie sonst die Lebensverrichtungen. So erscheinen die Radiolarien zwar höher als die übrigen Rhizopoden differenzirt, aber gerade in den wesentlichen Verhältnissen der Leibessubstanz (des Protoplasma) treffen sie mit ihnen zusammen. Nehmen wir hiezu noch die in beiden Abtheilungen vorhandene Bildung von festen Stützgebilden, die Schalen der Foraminiferen und die zierlichen Gerüste der Radiolarien, so sind auch diese Einrichtungen nur geeignet, die Vorstellung einer ganz anders gearteten Differenzirung des Rhizopoden-Organismus zu begründen, und zugleich im Verein mit den übrigen Einrichtungen beide Abtheilungen der Rhizopoden als divergirende Organismenreihen anzusehen. Den Radiolarien stehen die Actinosphaeren (A. Eichhornii) am nächsten.

Als eine dritte Abtheilung können die Gregarinen gelten. Eine äussere Abgrenzung des einen Kern umschliessenden, und damit auf der Stufe einer Zelle stehenden Körpers, fehlt nur in den frühesten Jugendzuständen. Sie durchlaufen also den Zustand der Cytoden. Die ausgebildeten Organismen lassen eine vom inneren Protoplasma different gewordene Hülle unterscheiden und bieten sogar in der darunter liegenden Protoplasmaschichte noch Andeutungen höherer Differenzirungen dar.

Die vierte Abtheilung bilden die Infusorien. Der gesammte Organismus besteht auch hier wieder aus Protoplasma, das ein kernartiges Gebilde birgt. Die äusserste Schichte des Leibes ist wie bei den Gregarinen different, trägt aber in verschiedenem Maasse Cilien. Ob der »Kern« einen Zellenkern vorstellt, ist zweifelhaft, jedenfalls kommt ihm eine höhere Bedeutung zu. Es ist daher ziemlich schwierig, den gesammten Infusorienleib als das Aequivalent einer Zelle anzusehen, an der alle Theile auf eine höhere Stufe der Differenzirung traten, und damit Einrichtungen gewannen, die sie von dem Verhalten einfacher

Zellen entfernten. Andeutungen einer geweblichen Sonderung werden nicht von dem für die Thiere maassgebenden Gesichtspuncte zu beurtheilen sein, denn da Zellen als Formelemente des Körpers hier gänzlich fehlen, kann auch nicht von Geweben als Zellenderivaten die Rede sein.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse der einzelnen Abtheilungen der Protozoën zu einander sind wenig sicher darzustellen. Höchstwahrscheinlich repräsentiren sie eine polyphyletische Gruppe.

Literatur.

Amöben: Auerbach, C., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

Rhizopoden: Dujardin in Ann. sc. I. III. IV. — Schultze, M., Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854. — Carpenter, W., Researches on the Foraminifera. Phil. Tr. 1856. 59. — Introduction to the study of the Foraminifera. London 1862. (R. S.) — Huxley, Th. H., Ueber Thalassicolla. Ann. nat. hist. 1851. — Müller, J., Abhandl. der Berliner Acad. 1858. — Häckel, E., Die Radiolarien. Eine Monographie. Berlin 1862.

Gregarinen: Stein, Ueber die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1848. — Lieberkühn, Évolut. des Grégarines. Acad. Roy. de Belgique. Mém. des Soc. étrangères T. XXVI. Ed. Van Beneden Rech. sur l'évolut. des Grégarines. Bull. de l'Acad. royale de Belgique 2me Sér. T. XXXI. Sur la Struct. des Grég. ibidem T. XXXIII.

Infusorien: Ehrenberg, C. G., Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — Dujardin, Hist. nat. des Infusoires. Paris 1841. — Stein, Fr., Die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht. Leipzig 1854. — Der Organismus der Infusionsthiere. I. II. Leipzig 1859—66. — Claparède, E., et Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève 1858—61. — Engelmann, Th. W., Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere. Leipzig, Zeitschr. f. wiss. Zool. XI.

Integument.

§ 57.

Da der Körper der niedersten Organismen aus dem contractilen, in seinen Formzuständen sehr veränderlichen Protoplasma gebildet wird, so fehlt mit einer bestimmten Abgrenzung des Körpers auch jegliche Differenzirung eines Integumentes. Wir sehen den Körper der meisten nicht mit einer Hülle versehenen Protisten ebenso wie indifferente Zellen

höherer Organismen die Umrisse wechseln; Fortsätze des Protoplasma dehnen sich bald da bald dorthin aus, und lassen den übrigen Körper nachfliessen. So bewegt sich der Körper mit stets wechselnder Oberfläche, an die jeder in dem einen Moment innen befindliche Substanzpartikel in dem andern Moment mit der Bildung eines Fortsatzes hervortreten kann. Die Fortsätze, Pseudopodien, erscheinen bald als breite lappenartige Verlängerungen (vergl. Fig. 11), die durch wenig tiefe Buchten von einander getrennt sind, bald ergiessen sie sich als schmale Strömchen, die nach der Peripherie zu mannichfach sich theilen, und damit verästelte Ausläufer vorstellen. Sie charakterisiren die *Rhizopoden*, deren Protoplasma an allen gegen die unmittelbare Körperoberfläche gelangenden Stellen jene »Scheinfüsschen« aussenden kann (vergl. Fig. 12). Benachbarte Pseudopodien können in verschiedener Zahl an jeder Stelle unter einander verschmelzen (Fig. 12 x), oder auch netzartige Verbindungen vorstellen. Dieses Verhalten des Protoplasma wird durch im Innern zu Stande gekommene Differenzirungen (Skeletbildungen etc.) nicht alterirt. Es ist der Ausdruck eines, jeglicher peripherischen Differenzirung entbehrenden Zustandes der niedersten lebenden Materie.

Fig. 11.

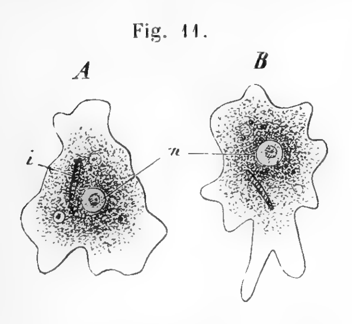
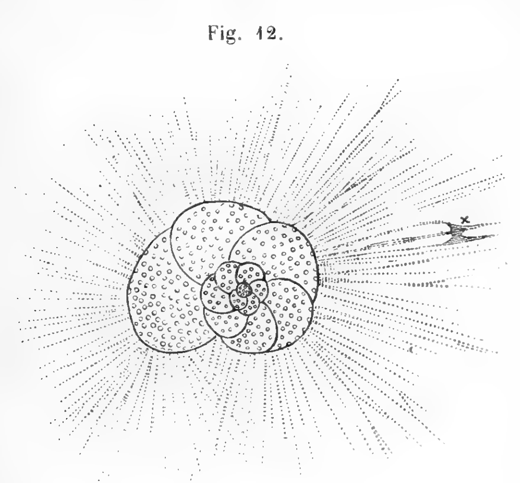


Fig. 12.

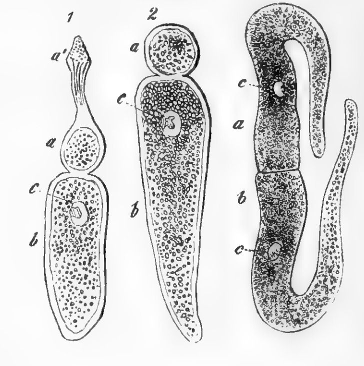


Durch Festerwerden der äussersten Körperschichte wird die allseitig sich äussernde Pseudopodienbildung beschränkt. Mit der chemisch – physikalischen Veränderung der peripherischen Theile bildet sich ein Gegensatz zu dem übrigen indifferent bleibenden Protoplasma, welches zwar noch Beweglichkeit äussert, allein durch die festere Rindenschichte in ansehnlicheren Excursionen gehemmt

Fig. 11. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung dargestellt. n Kern. i Aufgenommene Nahrung. Auch einige Vacuolen sind bemerkbar.

Fig. 12. Ein Rhizopod (Foraminifere — Rotalia) mit ausgestreckten Pseudopodien, die aus den Poren der mehrkammerigen Schale hervortreten. Bei x ist das peripherische Zusammenfliessen mehrerer Pseudopodien dargestellt.

wird. Dieser Zustand trifft sich unter den Protisten bei den Gregarinen, wozu die bei manchen Amöben vorkommenden Verhältnisse Uebergänge darbieten. Eine derbe, homogene, zuweilen eine zarte Schichtung besitzende Membran überzieht hier den ganzen, nur durch eine einzige Zelle gebildeten Körper. Sie geht unmittelbar in die tiefere Schichte über, vor der sie als Differenzirung (Cuticularbildung) erscheint. Wie alle Cuticulae entbehrt sie der contractilen Eigenschaft; sie ist dehnbar, elastisch, und vermag so den Contractionen und Expansionen des Protoplasma zu folgen.



Ausser dieser Sonderung der Cuticularschichte besteht bei den Gregarinen noch eine von den innern Theilen gesonderte Rindenschichte, welche resistenter als das reichliche Körnchen enthaltende Protoplasma erscheint, und in ähnlicher Weise auch den Infusorien zukommt.

§ 58.

An die Sonderung des Körpers in eine äussere Rindenschichte und innere Parenchymsubstanz schliessen sich fernere Umbildungen der Rindenschichte. Von diesen sind erstlich die Wimperhaare anzuführen, die bei den Infusorien in allgemeiner Verbreitung vorhanden sind. Sie erscheinen als unmittelbare aber lebhaft bewegliche Verlängerungen des Integuments. Entweder besetzen sie nur beschränktere Körperstellen wie die sogenannte Mundöffnung, oder sie sind über grössere Strecken verbreitet, oder über den ganzen Körper, häufig sehr regelmässig, vertheilt. Dass sie Differenzirungen des Protoplasma sind, geht aus jenen im Bereiche anderer Protistengruppen vorkommenden Fällen hervor, wo sie nur temporäre Gebilde vorstellen und nach Art der Pseudopodien wieder ins Protoplasma des übrigen Körpers eingezogen werden können.

Modificationen der Wimperhaare sind die Geisselfäden sowie die in der Nähe der Mundöffnung mancher Infusorien befindlichen undulirenden Membranen. In anderer Art modificirt erscheinen die Wimperhaare als starre nur an der Verbindung mit dem Körper bewegliche Gebilde, (Stylonychia) zuweilen sogar in plattenartiger Verbreiterung.

Sowohl die Wimperhaare als die griffelförmigen Fortsätze dienen

Fig. 13. 1. 2. Gregarinen aus dem Darmcanale von Opatrum sabulosum, wovon 1 den mit einem »rüsselartigen« Fortsatze versehenen jüngeren Zustand darstellt. *a* Vordertheil. *b* Hintertheil des Körpers. *c* Kern.

Fig. 14. Gregarina Saenuridis. *a b* Zwei copulirte Individuen. *c* Kern.

als Bewegungsorgane und lassen somit die Locomotion ans Integement geknüpft erscheinen, wie sie bei der Pseudopodienbildung mit der zeitweilig äusseren Körperschichte verbunden war.

Eine andere in der Haut mancher Infusorien (z. B. Paramaecium) beobachtete Erscheinung besteht in festeren, stäbchenartigen Bildungen, die bei gewissen Einwirkungen einen feinen starren Faden hervortreten lassen, Diese Gebilde liegen in senkrechter Stellung zur Längsaxe des Körpers in der Rindenschichte. Sie erinnern an die Nesselnkapseln der Cölenteraten, ohne dass sie jenen gleich zu erachten wären, da sie nicht aus Zellen hervorgehen.

§ 59.

In der Rindenschichte des Leibes der Gregarinen und vieler Infusorien erscheinen muskelähnliche Bänder oder Fasern. Bei den Gregarinen sind diese Gebilde ringförmig oder auch spiralig angeordnet und bilden eine dicht unter der Cuticula gelegene Schichte, die nur eine kurze Strecke weit auf den vom Körper meist durch eine Einschnürung abgesetzten »Kopf« sich erstreckt, aber niemals in die Scheidewand übergeht, welche jenen Theil vom Körper trennt.

Unter den Infusorien sind diese contractilen Streifen vorzüglich bei den grösseren Arten (der Gattungen Stentor, Prorodon, Spirostomum etc.) erkannt. Bei anderen werden sie vermisst. Sie verlaufen bald longitudinal, bald spiralig. Auch bei Vorticellinen kommen sie vor, und zwar in Spiraltouren gegen das in den Stiel übergehende Körperende zu. Dass diese Gebilde der Infusorien nicht die ausschliesslichen contractilen Apparate des Körpers bilden, wird durch jene Infusorien erwiesen, die bei dem Mangel dieser Streifen energische Contractionen des Körpers auszuführen im Stande sind. Dass sie aber in der That contractil sind, beweist Spirostomum, dessen Körpercontractionen nicht nach der Längsaxe des Körpers, sondern in der Richtung des mehrere Spiraltouren beschreibenden Streifenverlaufes stattfinden.

In diese Reihe von Sonderungen aus dem Protoplasma gehört auch der im Innern des Stieles der Vorticellinen verlaufende contractile Strang der bei Zoothamnium der Verästelung des Stockes gemäss verzweigt erscheint, indess er bei Carchesium jedem Individuum des Stockes gesondert zukommt. Obgleich dieser Strang mit der Muskelfaser übereinstimmende Erscheinungen bietet, darf er anatomisch eben so wenig wie die contractilen Streifen in der Rindenschichte des Leibes jenen histiologischen Formelementen gleichgestellt werden, da weder Zellen noch deren Abkömmlinge an diesen Bildungen betheiligt sind.

§ 60.

Als Stützorgane des Körpers der Protozoën fungiren feste Gebilde, welche entweder als ein Gerüstwerk die weiche Körpersubstanz durchsetzen, oder als Schalen und Gehäuse den Körper überziehen. Letztere werden nach Maassgabe ihrer Ausdehnung und Resistenz auch als Schutzorgane sich verhalten.

Alle hier einzureihenden Gebilde sind mittelbare oder unmittelbare Differenzirungen des Protoplasma, entweder an der Oberfläche des Leibes oder im Parenchym gebildet. Je vollständiger diese Abscheidungen als Gehäuse den Körper bedecken, desto mehr treten sie der freien Beweglichkeit entgegen, oder gehen wieder mit anderen compensirenden Einrichtungen einher (Foraminiferen). Die letzteren finden sich bei inneren Gerüsten (Radiolarien) vor, wenn nicht festsitzende Zustände vorliegen. Schalen und innere Gerüste treffen sich in grosser Verbreitung bei allen Abtheilungen niederer Organismen und zwar in sehr verschiedenem Grade der Complication, der häufig zu jener des Körpers in einem umgekehrten Verhältnisse steht.

Einfache, meist oval gestaltete, mit einer Oeffnung versehene Schalenbildungen finden sich bei einer Abtheilung der Amöben (Difflugia, Arcella). Die Schale ist bald weich, bald von grösserer Festigkeit. Aehnliche Schalenformen finden sich auch bei Rhizopoden vor, unter denen sie die Einkammerigen oder Monothalamia charakterisiren (Gromia, Lagynis). Complicirtere Formen entstehen bei den Foraminiferen, indem sich an ein einfaches rundliches Gehäuse neue Abschnitte anbauen, die dann einzelne durch Oeffnungen unter einander verbundene und ebenso durch Poren nach aussen hin communizirende Kammern vorstellen, (s. Fig. 12, Fig. 15). Durch Kalk, seltener durch Kieselerde, (Polymorphina, Noniona) erhalten diese mehrkammerigen Schalen eine besondere Festigkeit und durch die Verschiedenheit der gegenseitigen Lagerung, der Ausdehnung und Verbindungsweise

Fig. 15.

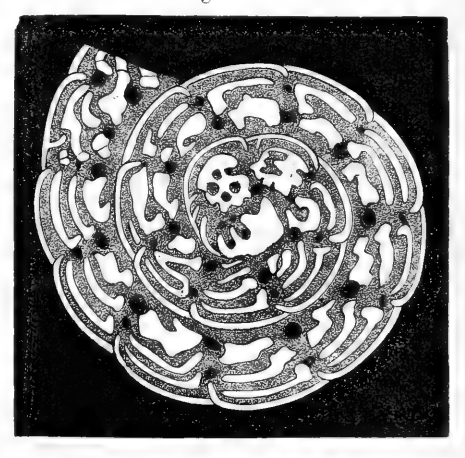


Fig. 15. Durchschnitt einer Foraminiferenschale (Alveolina Quoii), an welchem die Anordnung der einzelnen Kammern zu einander sichtbar ist. (Nach Carpenter.)

der Kammern entstehen mannichfaltige mit dem leichter gebauten inneren Gerüste der Radiolarien an Formenreichthum wetteifernde Bildungen.

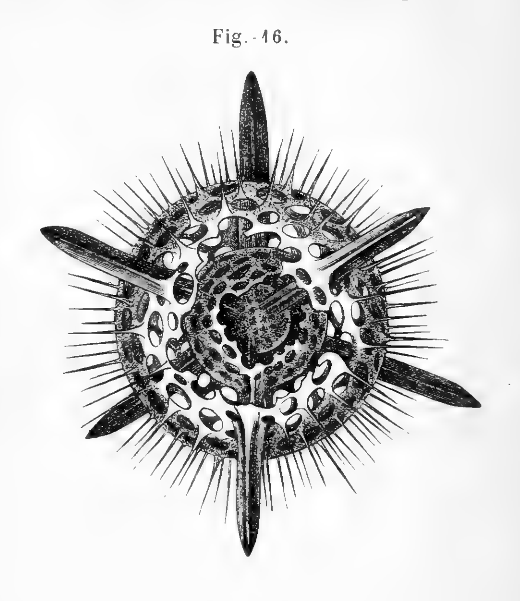
Durch Anlagerung in einer geraden Linie entstehen stabförmige, oft knotig angeschwollene Gehäuse, deren einzelne als »Kammern« bezeichnete Abschnitte bald gleichgross, bald in verschiedener von einem Ende gegen das andere hin zunehmender Grösse erscheinen (Nodosariden). Eine spiralige Anordnung der Kammern, die in einer oder in verschiedenen Ebenen lagern können, führt zu Bildungen welche Nautilusschalen ähnlich sind (Fig. 12). Bedeutende Modificationen entstehen durch Ueberlagerungen der Spiraltouren, der Streckung oder der Verkürzung der Spiralaxe etc. Die planorbisartigen Gehäuse der Millioliden, bei denen stellenweise Einschnürungen die erste Spur einer Kammerbildung aufweisen, stellen den einfachsten Zustand dieser Formen vor. Durch ungleichartige Ansätze neuer Kammern wird die Spiralform äusserlich aufgehoben (Acervulinen), und ist nur in den ersten Kammerbildungen zu erkennen. Gewöhnlich werden diese Gehäuse mit äusseren Schalenbildungen zusammengestellt. Nur für wenige jedoch erscheint dies passend. Ueberall da, wo die Scheidewände der sogenannten Kammern mehrfach durchbrochen sind, und wo zugleich noch Porencanäle die Schale nach aussen durchsetzen, so dass also das Protoplasma der Pseudopodien äusserlich die Schale bedecken kann, erscheint die Schale vielmehr als ein inneres Gerüste. Wo die Scheidewände nur durch mehrere einzelne, weite Oeffnungen zwischen sich lassende Säulchen oder Lamellen repräsentirt werden (Fig. 15), und der Raum der Kammer selbst den mehrfachen Verbindungen zwischen zwei Kammern an Volum sogar nachsteht, und wo endlich alle benachbarten Kammerräume unter einander communiciren, und so das ganze »Gehäuse« von einem nach allen Richtungen communicirenden Hohlraumsysteme durchsetzt wird: da ist der Charakter einer äusseren Schale vollständig aufgegeben. Da aber in allen Fällen das Protoplasma sich über die Aussenfläche der Schale zu ziehen vermag, so ist, wie Carpenter mit Recht erinnert, die Schalenbildung der Foraminiferen als eine innere zu betrachten, und reiht sich darin den Gerüsten der Radiolarien an.

§ 61.

Als ein allen Radiolarien gemeinsames, wenn auch weniger in die Augen fallendes Stützorgan muss die »Centralkapsel« angeführt werden. Es ist ein in der Mitte des Körpers gelagertes, in sehr verschiedener Form auftretendes, kapselartig geschlossenes Organ, welches aus einer chemisch dem Chitin nahe stehenden Membran gebildet wird. Es umschliesst ausser Fettkugeln und kleinen Bläschen regelmässig eine Quantität Protoplasma, welches wahrscheinlich durch feine Porencanäle mit dem extracapsularen Protoplasma in Verbindung steht. Hiezu kommt

noch bei den meisten Radiolarien ein gewöhnlich aus Kieselerde bestehendes Gerüste (es fehlt bei Thalassicolla, Thalassolampe und Collozoon), welches bei vollständiger Ausbildung die Centralkapsel bis zur Mitte durchsetzt. In diesem Falle sind es mehrere von einem gemeinsamen Mittelpunkte ausstrahlende Stacheln, die wieder unter sich durch concentrisch geordnetes durchbrochenes Gitterwerk verbunden sein können (vergl. Fig. 16). Bei einigen (Acanthometriden) waltet die organische Grundlage des Gerüstes vor, oder die Kieselerde tritt erst allmählich an die Stelle der organischen Substanz.

Fig. 16.



Einzelne zerstreute nadelförmige Kieselstücke, welche ausserhalb der Centralkapsel frei im Protoplasma liegen, bilden die ersten Andeutungen dieses festen Skelets (bei den Colliden und Polyzoën). Bei Einzelnen gehen sie, ohne fest verbunden zu sein, in eine radiäre Anordnung über. Durch Verbindung der radialen Stacheln in einer gleichen Entfernung durch tangential verlaufende Stäbe entstehen kugelige, gitterförmig durchbrochene Gerüste. Durch mehr unregelmässige zwischen den Radiärstacheln liegende feinste Balkennetze kommen schwammförmige Gerüste zu Stande. Scheiben- und korbförmige Skelete sowie endlich solche, bei denen eine spiralige Anordnung gegeben ist, erhöhen den unendlichen Reichthum der Formen. So baut sich ein ausserordentlich complicirter Stützapparat auf, in welchem die weichen Körpertheile eingebettet sind, und für dessen einzelne Stücke das Protoplasma die Bildungsstätte abgibt.

§ 62.

Diesen inneren Stützapparaten der Rhizopoden gegenüber bilden die Gehäuse der Infusorien eine besondere Reihe von Einrichtungen dadurch, dass sie nur Abscheidungen der Oberfläche des Leibes sind. Die abscheidende Matrix ist somit hier ein anatomisch bestimmter Theil

Fig. 16. Skelet eines Radiolars (Actinomma asteracanthion). Zwei concentrisch angeordnete durchlöcherte Schalen sind an einer Stelle durchbrochen dargestellt, umeine dritte sichtbar zu machen. (Nach E. Häckel.)

des Körpers. Darin braucht jedoch keineswegs ein höherer Zustand gesehen zu werden, vielmehr tritt in jenem Verhalten eine enge Verknüpfung mit dem niedersten Zustande, der Zellenmembranbildung auf.

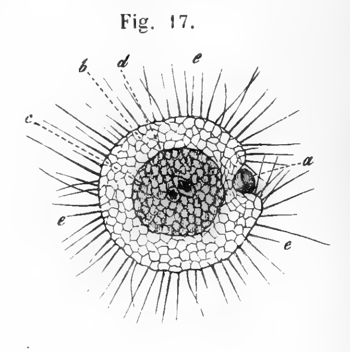
Die Gehäusebildung der Infusorien findet sich vorzüglich bei festsitzenden Formen. Sie besteht in der Abscheidung einer anfänglich weichen, allmählich erhärtenden Substanz, die becher- oder urnenförmig den Thierkörper bis auf eine die Communication mit der Aussenwelt zulassende offene Stelle umgibt. Von der blossen Cuticularbildung, die bei grösserer Festigkeit der differenzirten Schichte als Panzerbildung erscheint, unterscheiden sich diese Gehäuse durch ihre Ablösung von dem grösseren Theile ihrer Matrixfläche. Die Genese ist jedoch für beide Gebilde dieselbe. Sie liegt auch der Cystenbildung zu Grunde, die bei den Infusorien weit verbreiteter vorkommt. Bei den Stielen der Vorticellinen und Acinetinen spielt sie ebenfalls eine Rolle. Die unbeweglichen Stiele der Epistylis und die äussere Schichte der contractilen Stiele von Vorticellinen und Carchesinen müssen als solche Differenzirungen gelten. Die Gehäuse sind bald weich, bald fester, membranös. Einige zeichnen sich durch Aufnahme von Fremdkörpern, verkitteten Sandkörnchen etc. aus. Gehäuse besitzen die Gattungen Vaginicola, Tintinnus u. a. Bei Stentor kommen sie in einzelnen Fällen vor. Auch gitterförmig durchbrochene Schalen sind beobachtet. Was die Panzerbildung betrifft, so ist dieselbe aus der glashellen festen Cuticula entstanden bei Stylonychia, Euplotes, Aspidisca, Spirochona, Coleps u. a. beobachtet.

§ 63.

Organe zur Aufnahme und Veränderung der Nahrung fehlen den niedersten Organismen. Bei den Gregarinen geschieht die Nahrungsaufnahme durch endosmotische Vorgänge von Seiten der Oberfläche und geformte Nahrungstheile gelangen nicht ins Innere des Körpers. Bei peripherisch nicht differenzirtem Körper dagegen besteht eine directe Nahrungsaufnahme, die an jeder Körperstelle vor sich gehen kann. So verhalten sich die Amöben und die Rhizopoden. Die Nahrungsstoffe werden hier von der weichen Körpersubstanz umflossen wie bei den Amöben, oder sie werden von den Fortsätzen des Körpers, den Pseudopodien, umhüllt. Beiden Fällen liegt eine und dieselbe Erscheinung zu Grunde. Jede Stelle im Protoplasma kann durch Einschliessen und Ausziehen der Nahrungsstoffe als verdauende Cavität fungiren und an jeder benachbarten Stelle der Oberfläche können die unverdauten Substanzen wieder entfernt werden. — Auch bei Actinosphärium wird geformte Nahrung ins Innere des Körpers aufgenommen, die Pseudopodien sind hier jedoch nur mittelbar thätig, indem sie die Beute an den Körper heranziehen und sie an beliebiger Stelle in das aus einander wei-

chende Parenchym der Rindenschichte eintreten lassen (Fig. 17), von wo sie in die centrale Körpersubstanz gelangt. Im Vergleiche mit den Rhizopoden besteht hier das Eigenthümliche, dass der aufzunehmende Bissen nicht von ungeformtem Protoplasma der Pseudopodien, umflossen wird, sondern direct in differenzirtere Leibestheile tritt.

Fig. 17.



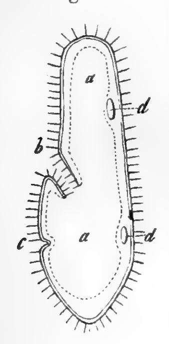
Die Infusorien zeigen bestimmtere Einrichtungen. Die Art der Nahrungsaufnahme in den Körper ist zweifach verschieden. In dem einen bei den Acinetinen gegebenen Falle fehlt eine Mundöffnung, und die strahligen die Hülle des Körpers durchsetzenden pseudopodienähnlichen Fortsätze (Fig. 19) wirken wie Saugrüssel. Unter napfartiger Ausbreitung ihres Endes legen sie sich an die in ihren Bereich gerathene Beute, die aus anderen Infusorien u. s. w. besteht, und lassen die Körpersubstanz derselben wie durch eine Röhre in continuirlichem Strome in ihren Körper überfliessen, wo sie in Form von Tröpfchen das Leibesparenchym erfüllt. Das Vorkommen ähnlicher Fortsätze bei den Embryonen anderer Infusorien lässt dieser Ernährungsform eine grössere Ausdehnung beimessen. In der anderen Form wird eine höhere Stufe repräsentirt; es bestehen nicht nur bestimmt organisirte Stellen zur Aufnahme, sondern auch bestimmte Stellen zur Ausscheidung des Unbrauchbaren. Ein Darmrohr fehlt jedoch auch hier überall, und jene Differenzirungen beschränken sich auf die Rindenschichte des Körpers, so dass jenseits derselben die Nahrungsstoffe in weiches Parenchym, d. h. in den nicht differenzirten Protoplasmarest des Körpers gelangen, in welchem sie keine besonders umwandeten Wege mehr antreffen. Hier bilden sich für die Nahrungsballen temporäre Räume als verdauende Höhlen, deren häufig zu beobachtendes Zusammenfliessen während der Bewegung des Protoplasma ihre vorübergehende Existenz zu erkennen gibt. Es besteht hier somit die Uebereinstimmung mit den Rhizopoden, dass ein Theil des Ernährungsapparates, nämlich die Stellen, an denen die Nahrung verdaut wird, der organologischen Differenzirung entbehrt.

Die mit einer Mundöffnung versehenen Infusorien besitzen diese entweder in Form einer einfachen, oft nur während der Aufnahme eines Bissens wahrnehmbaren Spalte, oder dieselbe zeigt sich nicht unmittelbar an der Oberfläche des Körpers, sondern im Grunde einer sehr verschieden gestalteten, zuweilen auch die Auswurfsöffnung auf-

Fig. 17. *Actinosphärium.* *a* ein Bissen, der eben vom Thiere in die weiche Corticalschicht *b* eingedrückt als Nahrung aufgenommen wird. *c* centrales Körperparenchym, *d* einige in letzterem befindliche Nahrungsballen. *e* Pseudopodien der Corticalschicht.

nehmenden Vertiefung (Vorhof), deren Umgebung (Peristom), meist auch in der Form sich auszeichnet. Vom Munde aus erstreckt sich häufig ein röhrenartiger Abschnitt als Schlund (Fig. 18 *b*) ins Körperparenchym (*a*), und von da aus beschreibt der aufgenommene Bissen seinen Weg innerhalb der weichen Substanz des letzteren.

Fig. 18.



Die Lage und Form der Mundöffnung der Infusorien ist ausserordentlich verschieden. In vielen Fällen ist sie nur während der Aufnahme von Nahrung wahrnehmbar (z. B. bei Amphileptus, Loxophyllum) und verschwindet sofort nach dem Eintritte des Bissens ins Parenchym. An dem röhrenförmigen Schlunde trifft sich zuweilen ein Wimperbesatz (Paramaecium aurelia und bursaria; eine undulirende Membran bei Bursaria flava) oder eine Auskleidung mit stabförmigen Zähnchen oder feinen Längsleisten. Stäbchenauskleidung des Schlundes besitzen Prorodon, Chilodon, Nassula etc. in einer fischreusenförmigen Anordnung. Eine gleichmässige Verdickung der Schlundwand ist bei Ervilia und Liosiphon beobachtet.

Von einer Auswurfsöffnung ist allgemeines Vorkommen noch keineswegs ermittelt. Nur in wenigen Fällen stellt sie eine bleibend abgegrenzte Oeffnung dar, die meistentheils nur während des Hervortretens unverdauter Nahrungsstoffe unterscheidbar ist. Diese »Afterstelle« findet sich in der Regel am hintern Körperende, doch im Ganzen vielfach wechselnd. Auch am vordern Körperende kann sie vorkommen, so liegt sie bei Stentor in der Nähe des Mundes und bei Vorticellinen und Ophrydien im Vorhofe. Im Ganzen genommen scheint hier mehr die Localisirung einer Function als die Ausprägung eines Organs zu bestehen. Die Auswurfstoffe treten an einer bestimmten Stelle durch die differenzirte Rindenschichte des Körpers, die dazu keine besondere Organisation besitzt.

§ 64.

Der äussersten Körperschichte kommt bei allen Protozoën eine respiratorische Bedeutung zu, da nur durch sie der Gasumtausch mit dem umgebenden Medium vermittelt wird. Bei der durch die Pseudopodien gegebenen Oberflächenvergrösserung des Körpers wird auch dieses Verhältniss mit in Betracht zu ziehen sein. Von Bedeutung für den Wasserwechsel sind die Wimperhaare der Infusorien.

Mit der bei vielen Protisten bestehenden Wasseraufnahme ins Innere des Körpers treten bestimmtere, auf die Athmung beziehbare Ein-

Fig. 18. Schematische Darstellung der verdauenden Cavität bei *Paramaecium*. *a* mit weichem Protoplasma gefüllter Leibesraum, in welchen die Nahrung aufgenommen wird. *b* Mundöffnung. *c* After. *d* contractile Hohlräume. Nach LACHMANN.

richtungen auf. Im Innern des Protoplasma erscheinen Hohlräume, die mit einem Fluidum sich füllen und, nachdem sie das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht, sich unter allmählicher Contraction wieder völlig entleeren, so dass sie in diesem Zustande verschwunden scheinen. Die Folge der Expansionen und Contractionen ist häufig der Systole und Diastole der Kreislaufcentren höherer Organismen ähnlich, eine regelmässige, rythmische. Dadurch unterscheiden sie sich von den Vacuolen, welche in Zellen gewisser thierischer Gewebe (Entoderm der Spongien) auftreten. Solche contractile Blasen finden sich, abgesehen von anderen Abtheilungen der Protisten, bei Amöben (Difflugia und Arcella) und in grosser Verbreitung bei den Infusorien. Sie werden gleichfalls als Vacuolen bezeichnet.

Das in den Blasen sich sammelnde Fluidum stammt aus dem Körperparenchym, und wird bei der Contraction der Blase entweder dahin zurückgetrieben oder nach aussen entleert. Letzteres ist durch die Wahrnehmung feiner nach aussen gehender Communicationen wahrscheinlich geworden, es ist aber dabei auch die Aufnahme von Wasser durch denselben Weg nicht mit Sicherheit abzusprechen.

Bei den Infusorien liegen die Blasen in der Rindenschichte meist dicht unter der zarten Cuticula und zwar an constanten Stellen. Ist nur eine contractile Blase vorhanden, so liegt sie entweder vorn oder hinten; bestehen zwei, so findet sich je eine nahe an einem Körperende. Durch eine grosse Anzahl kleiner Blasen ist Trachelius ovum ausgezeichnet. Besondere Membranen sind weder an der Wand der Blase noch der davon ausgehenden Canäle unterscheidbar. Wie die Blase so sind auch die Canäle nur während des Zustandes der Füllung erkennbar. Die Contractionen der Blase und der Canäle zeigen sich in einem Wechselspiele. Bei Paramaecium erweitern sich die Canäle mit dem Beginne der Systole der Blase, und rücken mit der sich verkleinernden Blase zusammen, so dass sie, wenn letztere auf dem Höhepunkte der Systole verschwunden ist, eine sternförmige Figur bilden. Mit der Füllung der Blase erscheinen die Canäle an ihr wie kleine Ausbuchtungen, und erst bei der vollen Diastole tritt an ihnen wieder ein gleichweites Lumen auf. Die bei P. aurelia auf 8—10 beschränkte Zahl der Canäle erhebt sich bei Bursaria flava auf 30 und bei Cyrtostomum leucas steigt sie auf eine noch höhere Zahl. Der Verlauf ist hier wellig gebogen und gegen das Ende zeigen sie Theilung. Durch Zusammenfliessen einzelner mit Wasser gefüllter Räume auf längeren Strecken bilden sich canalartige Züge, wie z. B. bei Stylonychia (St. mytilus), die auf bestimmten Wegen gegen die contractile Blase vorrücken und sich in sie entleeren. Daran schliessen sich die gleichfalls nur zeitweise aber doch auf grösseren Strecken sichtbaren Längscanalbildungen, wie solche bei Spirostomum (Sp. ambiguum) vorkommen.

§ 65.

Der niederern Stufe der Organisation der Protisten entsprechend findet bei den Protozoën die ungeschlechtliche Vermehrung eine reiche Verbreitung. Bei den einen ist sie die ausschliessliche, bei den andern erscheint sie mit einer mehr oder minder deutlichen geschlechtlichen Differenzirung. Die einfachste Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, jene durch Theilung, scheint bei den nackten Amöben allgemein. In wiefern sie den Rhizopoden zukommt, ist noch unbestimmt. Sehr allgemein findet sie sich dagegen bei Infusorien, bei denen auch Sprossenbildung, wenigstens bei den festsitzenden Abtheilungen (z. B. bei Vorticellinen) vorkommt. Die Sprösslinge lösen sich vom Mutterthier ab und führen eine Zeitlang mittels Cilien umherschwimmend ein freies Leben.

Innere Sprösslinge, Keimkörner, scheinen unter den Rhizopoden bei den Acyttarien beobachtet zu sein. Genauer ergeben sich die Fortpflanzungsverhältnisse der Radiolarien, bei denen aus dem Inhalte der Centralkapsel hervorgehende geisseltragende Körper (Schwärmsporen) erkannt worden sind. Eine wichtige Form der Fortpflanzung bieten die Gregarinen. Der hier bestehende Modus wird durch die Verbindung — Conjugation oder richtiger Concrescenz — zweier Individuen eingeleitet. Diese Erscheinung erfolgt bald sehr frühzeitig, so dass die beiden Einen Körper bildenden Individuen, deren eines mit seinem Vorderende dem Hinterende des anderen angefügt ist (vergl. Fig. 14), noch längere Zeit hindurch wachsen, oder die Conjugation tritt erst später an bereits ausgebildeten Formen ein. Darauf erfolgt ein von Encystirung begleiteter Ruhezustand, wobei beide Individuen einen rundlichen Körper vorstellen, an dem man noch einige Zeit eine jene beiden trennende Scheidewand wahrnimmt. Nachdem diese geschwunden, löst sich die Körpersubstanz, auch der Kern, in eine formlose Masse auf, aus der allmählich zahlreiche Bläschen hervorgehen. In jedem der letzteren bildet sich eine Anzahl von Keimkörnern, wegen ihrer Gestalt als »Pseudonavicellen« bezeichnet. Diese füllen allmählich die ganze Cyste, und jeder der kleinen Körper lässt einen nur aus Protoplasma bestehenden kleinsten Organismus entstehen, der, noch ohne Nucleus, einer Cytode entspricht.

Jedes dieser sich amöbenartig bewegenden Gebilde differenzirt sich allmählich zu einem jungen Gregarine, nachdem sich im Innern ein Kern gesondert, und äusserlich eine Rindenschichte abgegrenzt hat.

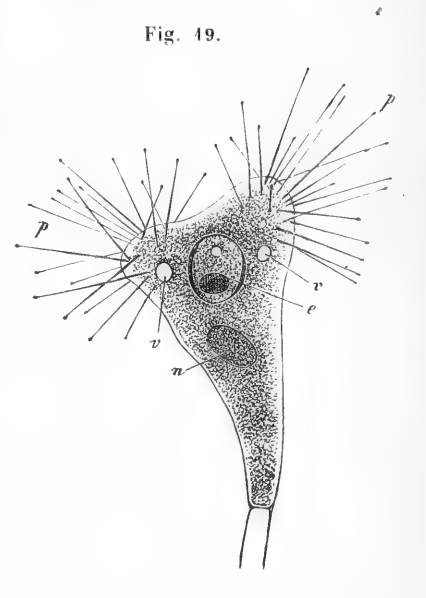
Obgleich diese Concrescenz für die Einleitung der erwähnten Vorgänge noch keine exclusive Bedeutung besitzt, da auch einzelne Gregarinen jenen Fortpflanzungsprocess in derselben Weise eingehen können, so wird sie doch nichts weniger als gleichgültig sein. Sie deutet wenigstens für die Fälle, wo sie besteht, die Nothwendigkeit zweier

Individuen an, welche für die Fortpflanzung die Voraussetzung bilden. Damit wird sie zu einer vorbereitenden Erscheinung für die geschlechtliche Differenzirung.

§ 66.

Auch in den Fortpflanzungsverhältnissen der Infusorien kommt der Concrescenz eine Rolle zu. Sie geht in der Regel der Bildung von Geschlechtsproducten voraus. Hiebei ist der als Kern (Nucleus) und ein daneben gelagertes meist kleineres Körperchen, der Nucleolus, von besonderer Wichtigkeit. Der Kern (Fig. 19. *n*) ist ein festeres, zuweilen eine besondere Hülle besitzendes Gebilde von sehr verschiedener Gestalt. Er liegt in der Rindensubstanz des Körpers, oder ist, wenn tiefer ins Innere gebettet, doch von einer Ausbreitung dieser Substanz umgeben. Er ist bald oval oder rund, oder erscheint bandförmig gebogen (Vorticellinen) oder auch sehr lang gestreckt mit regelmässigen Einschnürungen (Spirostomum). Der Nucleolus ist vom Nucleus anscheinend nur durch geringere Grösse verschieden, erscheint aber im Laufe der Differenzirung seiner Substanz von anderem functionellem Werthe.

Fig. 19.



Der Fortpflanzungsact wird in der Regel eingeleitet durch völlige oder theilweise Verschmelzung zweier Individuen, die bald von gleicher, bald von verschiedener Grösse sind und dadurch zur Verwechselung mit Theilungszuständen oder mit Knospenbildung Anlass gaben. Diese Concrescenz gibt die Anregung zu Veränderungen der bezüglichen Theile. Am Nucleus geht eine Theilung vor sich, welche denselben in von einander getrennte Kugeln zerlegt. Diese sollen sich zum Theil wieder untereinander vereinigen und ein Gebilde herstellen, welches durch einen neuen Scheidungsprocess die sogenannten »Embryonalkugeln« aus sich entwickelt, in deren Innerem ein neues Individuum entsteht. Auch der nicht allgemein vorkommende Nucleolus erleidet mit der Concrescenz Veränderungen; er nimmt an Grösse zu

Fig. 19. Eine Acinete mit einem Theil des Stieles. *p* Pseudopodienähnliche aber starre Tentakel. *v* Vacuole. *n* Kern. *e* Ein bewimpertes Junge in der sogenannten Bruthöhle liegend.

und entwickelt in seinem Innern feine faden- oder stäbchenförmige Gebilde, die man nur functionell den Samenelementen gleichstellen kann. Er erscheint somit als männliches Organ, während der Nucleus das weibliche repräsentirt. Der Nucleolus ist immer nur einfach vorhanden, wenn auch mehrfache Nuclei bestehen.

Die Einwirkung der aus dem Nucleolus sich entwickelnden Samenelemente scheint durch eine unmittelbare Verbindung zu Stande zu kommen, wenigstens hat STEIN bei mehreren Infusorien (Pleuronema chrysalis, Paramaecium aurelia. Prorodon teres und Encheliodon farctus) »stabförmige Körperchen« im Nucleus beobachtet. Aus den »Embryonalkugeln« scheint sich bald nur je ein Embryo zu bilden, bald gehen durch Differenzirung der einen festeren zapfenförmigen Kern umgebenden Substanz mehrfache Embryonen hervor, so dass die Einrichtung einem knospenbildenden Keimstocke ähnlich ist.

Obschon noch viele hier einschlagende Verhältnisse in Frage stehen, so ist doch in der ganzen Einrichtung eine nicht blos relativ hohe, sondern auch höchst eigenthümliche Differenzirung ausgesprochen, die mit höheren Organismen nur Analogien darbietet.

Zweiter Abschnitt.

Cölenteraten (Zoophyten).

Allgemeine Uebersicht.

§ 67.

Mit dieser Abtheilung beginnen die zweifellos als Thiere zu bestimmenden Organismen, deren niederste Formen schon eine Sonderung des Körpers in zwei differente Gewebe erkennen lassen. Die Anlage des Körpers lässt zwei Zellenschichten, eine äussere als Ectoderm, und eine innere als Entoderm hervorgehen. Dabei bleibt es bei den Spongien, indess bei den Acalephen noch eine mittlere Schicht als Mesoderm auftritt. Der wesentlichste Charakter der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht in dem Verhalten des Ernährungsapparates. Dieser stellt einen in das Körperparenchym eingesenkten Hohlraum dar, der sich entweder canalartig vertheilt, oder in weitere Räume übergeht. Diese verdauende Cavität mit ihren Nebenräumen repräsentirt die einzige Hohlraumbildung im Körper. Wo mehrere Individuen zu Colonien — Thierstöcken — vereinigt sind, ist das von der verdauenden Cavität ausgehende Canalsystem für alle gemeinsam, und setzt sich in die gemeinschaftliche Substanz des Thierstockes — das Cönenchym — fort. Am Körper ist entweder nur die Hauptaxe unterscheidbar, und Nebenaxen sind noch indifferent, oder es bestehen Nebenaxen die unter sich gleichwerthig erscheinen.

I. Spongiae (Poriferi).
- Myxospongiae.
  - Halisarca.
- Fibrospongiae.
  - Ceraspongiae.
    - Euspongia, Spongelia, Poterium.
  - Halichondriae.
    - Axinella, Spongilla.

Corticatae.
Thethya.
Hyalospongiae.
Euplectella.
Calcispongiae.
Ascon, Leucon, Sycon.

II. Acalephae.

1. Hydromedusae.

Hydriformes.
Hydra; — Cordylophora; — Hydractinia; — Coryne, Syncoryne, Eudendrium; — Tubularia, Corymorpha; — Campanularia, Sertularia, Plumularia.

Medusiformes.
Sarsia, Bougainvillea, Lizzia, Oceania; — Eucope, Thaumantias.
Trachynema; — Aegina, Cunina; — Liriope, Geryonia; — Aequorea.

Siphonophora.
Velella, Porpita: — Diphyes, Abyla; — Athorybia, Agalma, Physophora, Physalia.

2. Calycozoa.
Lucernaria.

3. Medusae (Discophora).
Charybdea, Pelagia, Aurelia, Rhizostoma, Cassiopeia.

4. Anthozoa.
Tetractinia.
Cereanthus, Cyathophyllum.
Hexactinia.
Antipathes, Fungia, Madrepora, Astraea, Oculina, Caryophyllia.
Octactinia (Alcyonaria).
Alcyonium, Pennatula, Virgularia, Veretillum, Renilla, Gorgonia, Isis, Corallium.

5. Ctenophora.
Beroë, Cydippe, Cestum, Eurhamphaea, Mnemia, Eucharis.

Literatur.

Spongien: Grant, R. E, Observ. on the struct. and funct. of Sponges. Edinb. New. phil. Journal. 1826. 1832. — Lieberkühn, Beitr. z. Entw. der Spongillen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856. Zur Anat. d. Spongillen ibid. — Derselbe, z. Anat. d. Spongien, ibid. 1857. 1859. 1863. — Schultze, M., Die Hyalonemen. Bonn 1860. — Schmidt, O., Die Spongien des adriat. Meeres. Leipzig 1862. Supplement 1864. Zweites Supplement 1867. Drittes Supplement 1868. — Claus, über Euplectella Aspergillum. Marb. u. Leipzig 1868. — Harting, P., Sur le genre Poterium. Natuurkund. Verhandelingen, P. II, St. 2. Utrecht 1870. — Häckel, Die Kalkschwämme, eine Monographie. 3 Bde. Berlin 1872.

Acalephen: Cavolini, Memorie per servire alla storia dei polipi marini. Napoli 1785. (Deutsch von Sprengel. Nürnberg 1813.) — Eschscholtz, System d. Acalephen. Berlin 1829. — Lesson, Zoophytes acalèphes. Paris 1843. (Suite à Buffon.). — Sars, Fauna littoralis Norvegiae I. 1846. — Frey u. Leuckart, Beiträge zur näheren Kenntniss wirbelloser Thiere. Braunschweig 1847. — Johnston, A history of the british Zoophytes. 2 vols. London 1847. — Huxley, on the anatomy and affinities of the family of the medusae. Phil. Tr. 1849. — Agassiz, L., Contributions to the

nat. hist. of the Acalephae of N. Am. (Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. Cambridge 1850). — Agassiz, L., Contrib. to the nat. hist. of the United States of North America. Vol. III. IV. 1860—62.

Hydromedusen: Van Beneden, Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende. (Nouv. Mém. de l'Acad. royale de Bruxelles. T. XVII.) Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires (ibid.). — Kölliker, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig 1853. — Leuckart, R., Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Nat. 1854. — Gegenbaur, Beitr. zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. V. — Vogt, C., Sur les Siphonophores de la mer de Nice. Mém. de l'inst. Génèvois 1854. — Claus, Ueber Physophora hydrostatica. Zeitschr. für w. Zoolog. Bd. X. Neue Beobachtungen ibid. Bd. XIII. — Häckel, E., Zur Entwickelungsgesch. der Siphonophoren. Natuurkund. Verhandelingen. P. I. St. 6. Utrecht 1869. — Huxley, Oceanic Hydrozoa. London 1859. (R. S.) — Forbes, Ed., a monograph of the british nakedeyed medusae. London 1848. (R. S.) — Häckel, Die Familie der Rüsselquallen. Jenaische Zeitschrift Bd. I. II. (Auch unter d. Titel: Beitr. zur Naturgesch. d. Hydromedusen I. 1865. — Schulze, F. E., Ueber den Bau und die Entwickelung der Cordylophora lacustris. Leipzig 1871. — Kleinenberg, N., Hydra, Leipzig 1872. — Allman, G. J. A., Monograph of the Gymnoblastic or tubularian Hydroids P. I. u. II. London 1871. 72. (R. S).

Calycozoën: Clark, H., Prodromus of the history etc. of the order Lucernaria Journ. of Bost. Soc. of Nat. hist. 1863.

Discophoren: Brandt, Ausführl. Beschreib. der von H. Mertens auf seiner Weltumsegelung beobachteten Schirmquallen. (Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. 1833.) — Ehrenberg, Ueber Acalephen des rothen Meeres und d. Organismus der Medusen der Ostsee. (Abhandl. der Berl. Acad. 1835.) — Milne-Edwards, Ann. sc. nat. III. xvi. — Wagner, R., Ueber den Bau der Pelagia noctiluca und über die Organisation der Medusen. Leipzig 1841. — Häckel, E., Ueber die Crambessiden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XIX.

Anthozoën: Rapp, Ueber Polypen im Allgemeinen und Actinien im Besondern. Weimar 1829. — Ehrenberg, Die Corallenthiere des rothen Meeres. (Abh. d. Berl. Acad. 1832.) — Hollard, Monographie anatomique du genre actinia. Ann. sc. n. III. xv. — Haime, J., Mém. sur le genre Cereanthus. Ann. sc. n. IV. i. — Lacaze-Duthiers, Hist. nat. du corail. Paris 1864. — Lacaze-Duthiers, Mémoires sur les Antipathaires. Ann. sc. nat. V. ii. iv.

Ctenophoren: Mertens, Beob. u. Untersuch. über die Beroëartigen Acalephen. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg 1833. — Will, Horae tergestinae. Leipzig 1844. — Milne-Edwards, Ann. sc. nat. Ser. IV. vol. vii. Fol, H., Beitr. z. Anatom. Entwickl. einiger Rippenquallen. Berlin 1869.

Körperform.

§ 68.

Die Körperform der Cölenteraten oder Zoophyten bietet nur in den niedersten Zuständen der dieselben zusammensetzenden beiden grossen Abtheilungen übereinstimmende Verhältnisse dar, in jenem für einen grossen Theil der Zoophyten als »Planula« bekannten Stadium nämlich, das oben (S. 34) nach der Bildung der Darmhöhle als »Gastrula« bezeichnet ward. Diese Form repräsentirt einen Larvenzustand, bei dem ein Wimperkleid als Bewegungsapparat fungirt, und der wohl als gemeinsame Grundform der beiden Hauptabtheilungen der Zoophyten

wird gelten dürfen. Für diese Form ist nur eine Axe, die Hauptaxe, unterscheidbar, welche vom oralen Pole zum aboralen Pole sich erstreckt.

Nebenaxen sind indifferent, da alle senkrecht durch die Hauptaxe gezogenen, in beliebigen Winkeln sich kreuzenden Queraxen einander völlig gleichwerthig sind. Dieser Zustand erhält sich bei den Spongien und geht bei den Acalephen in einen durch Differenzirung von Queraxen charakterisirten Befund über.

Unter den Spongien erlangt die aus der Planula entstandene Gastrula mit der am aboralen Pole erfolgenden Anheftung ihre definitiven Verhältnisse in der einfachsten Form als Olynthus unter den Asconen. Auch bei anderen Kalkschwämmen finden sich jene einfacheren Körperformen noch vor, wenn auch in den inneren Verhältnissen bedeutendere Umgestaltungen Platz griffen.

Die mächtigsten Veränderungen der Körperform gehen aus der Stockbildung hervor. Durch Knospung oder auch durch unvollständige Theilung entstehen die mannichfaltigsten Colonien (Cormi), deren Personen auf die verschiedenste Weise unter einander verbunden sind, und ebenso verschiedenartig theilweise oder vollständig mit einander verschmelzen können. Im letzteren Falle gewinnen solche Stöcke nicht selten den Anschein von Einzelthieren (Personen), und in dem Maasse als die äussere Form sich vereinfacht, wird die innere Organisation complicirt.

Von nicht geringeren Einflusse auf die äussere Gestaltung als diese Concrescenz ist die Umbildung der Mundöffnungen der Colonie, die gruppenweise oder auch sämmtlich sich vereinigen können, oder auch vollständig verschwinden.

Der grosse, durch diese nur in der Kürze angedeuteten Verhältnisse bedingte Formenreichthum dieser Abtheilung empfängt endlich noch neue Momente der Modification in zahlreichen Anpassungen topischer Natur, und nirgends im Thierreiche erscheint die Körperform in so vollem Flusse als bei den Spongien, so dass selbst die Unterscheidung der grösseren Abtheilungen, geschweige denn die der Arten von daher unmöglich wird, wie die höchst wichtigen Untersuchungen Häckel's an Kalkschwämmen uns lehren.

§. 69.

Für die Acalephen bildet der aus der Gastrulaform hervorgehende Körper in fast allen Abtheilungen einen festsitzenden Zustand aus, mit dessen Beginn die entstehende Magenhöhle den Organismus in wesentlich demselben einfachen Verhalten erscheinen lässt wie wir ihn bei dem entsprechenden Stadium der Spongien antrafen. An dem die Magenhöhle bergenden Vordertheile des Leibes entstehen Fortsätze, Tentakel, welche die erste Andeutung einer Differenzirung von Nebenaxen dar-

bieten, und damit leitet sich die schärfere Sonderung von den Spongien ein.

Unter den Hydromedusen bilden die Hydroïden, oder Hydroïdpolypen, (Hydriformes) die niedrigste Stufe. Bei vielen stehen die Tentakel unregelmässig an dem den Magen umschliessenden Körpertheile (Coryne, Syncoryne, Cordylophora), oder die Tentakelzahl ist eine unbestimmte selbst wenn diese Gebilde nur auf bestimmte Zonen des Leibes beschränkt sind, und am vorderen Körpertheil die Nähe der Mundöffnung im Kranze umstehen. (Hydractinia, Eudendrium, Campanularia). Die wechselnde Zahl der Tentakel verbietet auch hier noch die Annahme bestimmt differenzirter Nebenaxen. Nur bei einzelnen sind letztere in der Tentakelstellung bestimmter ausgesprochen (Stauridium).

Durch die Ausdehnung des aboralen Körperendes in einen stielartig den tentakelbesetzten freien Körpertheil tragenden Abschnitt, erscheint der letztere in grösserer Selbständigkeit, und wird häufig als »Köpfchen«, auch als »Polyp« unterschieden.

Durch Sprossung entstehen aus dem Einzelthiere Colonien, Thierstöcke (Cormi). Die Sprossung kann entweder an jedem Theile der Körperoberfläche erfolgen (Hydra) und auch mit Ablösung des Sprösslings endigen, oder sie findet nur an dem stielartigen Körpertheile statt. Bilden sich von dessen Basaltheil her Ausläufer, welche festgeheftet von Stelle zu Stelle neue Thiere emportreten lassen, so gehen daraus die kriechenden Cormi der Syncorynen, Hydractinien u. s. w. hervor. Geht die Sprossung vom freien Theile des Stieles aus, so werden frei verzweigte Stöcke gebildet, welche in den mannichfaltigsten Complicationen auftreten (Eudendrium, Campanularien) und sogar eine regelmässige Art der Verzweigung eingehen (Sertularia, Plumularia).

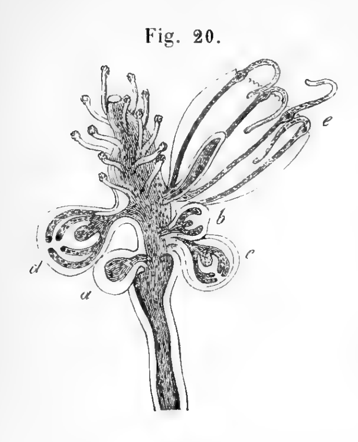
Die Stockbildung ist fast beständig von der Bildung eines röhrenförmigen Gehäuses begleitet, welches als eine Abscheidung der Körperoberfläche dem gemeinsamen Stamme sowohl wie dessen Verzweigungen als Stütze dient, und in verschiedenem Grade auch auf die Personen des Stockes fortgesetzt ist.

§ 70.

Der Knospungsprocess der Hydroïdpolypen liefert ausser der Vergrösserung des Stockes durch neugebildete gleichartige Individuen (Personen) noch Bildungen andrer Art, deren differenzirteste Formen sich zu Medusen entwickeln.

Der Körper dieser durch Knospung entstandenen Thiere ist glocken- oder scheibenförmig gestaltet (Fig. 21, *m.*) und lässt sowohl in seiner inneren Organisation wie durch die am Rande der Glocke oder Scheibe entspringenden Tentakel neben der Hauptaxe meist zwei sich rechtwinkelig kreuzende Nebenaxen unterscheiden, die sich völlig gleichwerthig sind. In dieser Organisation spricht sich eine höhere Stufe aus, als

in jener der Hydroïdpolypen zur Entfaltung gelangte. Die Thiere bewegen sich durch Contractionen der Glocke, deren Rand sich in eine gleichfalls contractile Membran, das Velum, fortsetzt. Diese Medusengemmen sind stets die Träger der Fortpflanzungsorgane, aus ihren Eiern entstehen wieder Hydroïdpolypen. (Generationswechsel!)



Während die einen Knospung freiwerdender Medusen (Fig. 20, *a*—*e*; Fig. 21, *a*—*e*) auszeichnet, kommt es bei anderen Hydroïdpolypen nur zur Anlage einer Medusengemme, deren Organisation nicht ganz jene hohe, das frei werden bedingende Stufe erreicht, und demgemäss mit dem Stocke verbunden bleibt. Die geschlechtliche Entwickelung bleibt jedoch auch hier nicht aus, und diese rudimentären Medusen stellen »Geschlechtsknospen« vor, deren Producte sich in denselben Beziehungen wie jene der freien Medusen entwickeln.

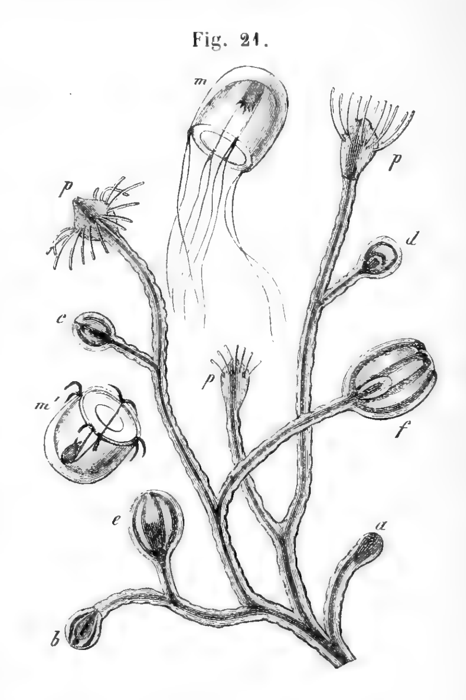
Daran schliessen sich noch einfachere Knospenformen an, die sich endlich bis zu solchen verfolgen lassen, deren Bau kaum etwas mit einer Meduse gemein hat. Aber die bis hierher führende Reihe ist durch zahlreiche Vermittlungsformen vollständig, so dass äussere, blos Geschlechtsproducte enthaltende Knospen, und relativ hoch organisirte Medusen, die erst längere Zeit nach der Ablösung vom Hydroïdenstocke sich sexuell entwickeln, als zusammengehörige Formen, Endpuncte einer Reihe, gelten müssen.

Diese Erscheinung wird durch die Annahme einer Arbeitstheilung erklärt, bei der die Function der Ernährung des Stockes den sessil bleibenden Individuen zufällt, indess andere sich ablösende die Besorgung der sexuellen Vermehrung übernehmen. Die als freiwerdende Knospen auftretenden erlangen eine höhere Organisation, die wohl aus der niederen· ursprünglich mit den sessil bleibenden übereinstimmenden allmählich sich hervorbildete. Die Ablösung vom Stocke dürfte demnach für jene sexuellen Individuen als das erste, ihre Differenzirung in der medusoïden Richtung bedingende Moment gelten, gleichwie das Sitzenbleiben der medusoïden Gemmen in den andern Fällen von einer Rückbildung jener medusoïden Organisation begleitet ist. Wenn aber diese Organisation, wie wir oben annahmen, durch ein ursprüngliches Freiwerden erlangt ward, so müssen die medusoïden Gemmen nothwendig nicht etwa als in der Ausbildung stehen gebliebene, sondern vielmehr als in der Rückbildung begriffene Medusengemmen beurtheilt werden.

Fig. 20. *Syncoryne*, mit einer Anzahl daran knospender Medusen auf verschiedenen Stufen (*a*—*e*) der Entwickelung. (Nach Désor.)

Die Knospung der Generations-Individuen, als welche die medusiformen Gemmen mit ihren Modificationen zu betrachten sind, findet sich an verschiedenen Localitäten. Da die Stockbildung ein secundärer Vorgang ist, wird die Knospung am Leibe des Einzelthiers die ursprüngliche sein. Daselbst trifft sie sich auch in allen Abtheilungen der Hydroïdpolypen. Ueber die Leibesoberfläche zerstreute Gemmen bieten die Coryneenstöcke. Häufig sitzen die Knospen zwischen den Tentakeln. Nach innen vom Tentakelkranze finden sie sich bei Pennaria. An derselben Stelle bei den Tubularien, wo sie immer zu mehreren auf gemeinsamem Stiele sitzen, zuweilen ansehnliche, trauben- oder ährenförmige Gruppen bildend. Die Knospung am Hydroïdenkörper ist in vielen Fällen von einer Rückbildung des letzteren begleitet. So bei manchen Campanularien, Hydractinien u. a. Das proliferirende Individuum gibt seine Betheiligung an der Ernährung des Stockes auf, was sich in einer Verkümmerung der Tentakel wie der Magenhöhle äussert. Der Thierstock wird dadurch aus nutritorischen und proliferirenden Personen zusammengesetzt, von denen letztere wieder die Gemmen als Geschlechts-Personen tragen.

Fig. 21.



Die proliferirenden Personen lassen verschiedene Grade ihrer Rückbildung wahrnehmen. Im äussersten Falle bleibt nach Entwickelung der Gemmen nur noch ein Rest des sie tragenden Individuums übrig, (z. B. bei manchen Campanularien). Die vollständige Rückbildung der proliferirenden Person lässt die Gemmen ohne eine Beziehung zu einer Hydroïdenperson von irgend einem Theile des gemeinsamen Stockes entspringen. Wo mehrere Gemmen vereinigt in diesem Falle sich finden wird die Ableitung derselben von einer rückgebildeten proliferirenden Person nicht schwer, hingegen ist das Vorkommen vereinzelt vom gemeinsamen Stocke entspringender Gemmen (z. B. bei Eudendrium ramosum Fig. 21) nicht sicher hiervon ableitbar, da die Mög-

Fig. 21. Theil eines Stockes eines Hydroïdpolypen (Eudendrium ramosum) mit sprossenden Medusen. *p, p, p* Polypen mit dem Tentakelkranz. *a, b, c, d, e, f* verschiedene Differenzirungszustände der sprossenden Medusen. *m m'* freie Medusen in verschiedenen Stellungen.

lichkeit der Entstehung medusiformer Gemmen am Hydroïdenstamme nicht ausgeschlossen ist. In den höheren Abtheilungen der Medusiformes sind die Beziehungen zu Hydroïden aufgegeben. Wenn auch die Fortpflanzung manche bedeutende Complicationen zeigt (s. unten Geschlechtsorgane), so ist doch, soweit bis jetzt bekannt, eine Rückkehr zur Hydroïdenform für die Trachynemiden, Aeginiden, wie Geryoniden ausgeschlossen.

§ 71.

Die bei den Hydroïdpolypen wesentlich auf die nutritorische und generative Function beschränkte Arbeitstheilung der zu einem Thierstocke vereinigten Personen ist bei den Siphonophoren auf eine grössere Reihe von Verrichtungen ausgedehnt, und hat demgemäss eine bedeutendere Mannichfaltigkeit der Gestaltung der Bestandtheile des Thierstocks zur Folge. Die Arbeitstheilung bedingt so einen Polymorphismus der Personen. Diese folgen sämmtlich dem medusiformen Typus, der wieder in verschiedenem Maasse entfaltet ist. In den Fällen seiner deutlichen Ausbildung waltet die bei den Medusengemmen der Hydroïdpolypen herrschende Grundform vor, woraus sich eine gemeinsame Abstammung beider Abtheilungen ableitet. Die Siphonophoren erscheinen so als schwimmende Hydroïdenstöcke, deren Personen sämmtlich die bei den Hydroïdpolypen nur von den generativen Personen vollzogene Umwandlung in die Medusenform eingingen. Die einzelnen Personen des Siphonophorenstockes sprossen an einem gemeinschaftlichen contractilen Stamme, der bei den meisten die Axe des Stockes vorstellt, um welche die als Organe für den Gesammtstock fungirenden Personen angeordnet erscheinen. Diese sind:

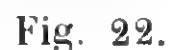
1. Locomotorische Personen, (Schwimmglocken), welche am vollständigsten den Medusentypus zeigen, zu zweien (Diphyiden) oder in grösserer Anzahl zu einer Schwimmsäule vereinigt (Physophoriden) das eine Ende des Stammes besetzend (Fig. 22. *A. C. m. D.*), welches dadurch bei der Locomotion vorangeht und zum vorderen wird.

2. Nutritorische Personen finden sich am zweiten Abschnitte des Stammes in Gestalt von Magenröhren (Magen, Saugröhren) angebracht (Fig. 22. *B. C. n*). Ein Theil von ihnen gelangt in einzelnen Fällen nicht zur Ausbildung, und stellt dann terminal geschlossene Schläuche vor, die als »Taster« fungiren.

3. Protective Personen (Deckstücke) lassen sehr häufig noch den Medusentypus deutlich, in andern Fällen sehr wenig deutlich wahrnehmen, und erscheinen als hyaline blattförmig gestaltete Stücke, unter deren Schutz die sub 2. und 4. 5. aufgeführten Personen angebracht sind.

4. Tentakuläre Personen bilden einfache oder in verzweig-

ten Büscheln angeordnete bedeutend verlängerbare Fäden (Senkfäden), welche terminal mit eigenthümlichen Nesselorganen (Nesselbatterieen)



ausgestattet sind. Die ursprüngliche Medusenform ist nur bei wenigen dieser Gebilde in Spuren erkennbar.

5. Generative Personen bieten wie bei den Hydroïdpolypen mannichfaltige Ausbildungszustände. Obschon sie nur in seltenen Fällen

Fig. 22. Einige Siphonophorenstöcke. *A.* *Diphyes campanulata.* *B.* Eine Gruppe von Anhangsgebilden vom Stamme derselben *Diphyes.* *C.* *Physophora hydrostatica.* *D.* Einzelnes Schwimmstück derselben. *E.* Weibliche Geschlechtstraube von *Agalma Sarsii.* *a.* Stamm oder Axe der Colonie. *a'* Luftblase. *m.* Schwimmstücke. *c.* Höhle in denselben, von einer contractilen Membran ausgekleidet. *v.* Canäle in der Wand der Schwimmstückhöhle. *o.* Oeffnung des Schwimmstücks. *t.* Deckstücke (bei *C* in Taster umgewandelt). *n.* Magen. *i.* Senkfäden. *g.* Geschlechtsorgane.

zu freiwerdenden Medusen sich umgestalten (Velella — Chrysomitra), so ist doch der medusiforme Typus an ihnen sehr allgemein ausgeprägt. Meist sind sie, ähnlich wie bei den Tubularien in traubenförmiger Gruppirung zu treffen.

Die Anordnung dieser einzelnen, sehr divergent differenzirten Personen des Siphonophorenstockes wechselt in den einzelnen Abtheilungen, sowie auch die locomotorischen wie die protectiven Personen einzelnen Gattungen gänzlich fehlen. Im Allgemeinen ist in der Anordnung und Vertheilung der polymorphen Personen des Stockes innerhalb der Gattungen und Arten eine grosse Constanz zu beobachten; die Sprossung vom Stocke geht nur an Einer Seite derselben vor sich, die allseitige Gruppirung um den Stock erfolgt durch spiralige Drehung des letzteren. Daraus resultirt die zwei- oder mehrzeilige Anordnung der Schwimmglocken, sowie auch die Gruppirung der übrigen Bildungen. Nutritorische, generative und tentaculäre Individuen sind meist in Gruppen beisammen, so dass einer Gruppe derselben je ein Deckstück zukommt. Während bei den meisten Physophoriden diese Gruppen sehr dicht stehen, finden sie sich bei den Diphyiden in grösseren Distanzen angebracht. (Fig. 22. *A. B.*), und jede Gruppe aus einer bestimmten Personenzahl zusammengesetzt, die bei manchen vom Stocke sich ablösend eine individuelle Bedeutung erlangen kann. (Eudoxien.)

Das durch die locomotorischen Personen ausgezeichnete Vorderende des Stammes empfängt in manchen Abtheilungen eine selbständige Ausbildung durch die Entwickelung eines l u f t f ü h r e n d e n S a c k e s. Dieser fungirt als hydrostatischer Apparat, und lässt das Vorderende während der Ruhe des Stockes stets aufwärts gerichtet erscheinen (Physophoriden). Er besitzt eine verschliessbare Oeffnung nach aussen, durch die ein Entweichen der Luft beobachtet ist. Die bedeutendere Ausbildung dieser bei den meisten Physophoriden ziemlich kleinen Blase (Fig. 22. *C. a*) scheint eine Rückbildung der locomotorischen Gemmen des Stockes zu bedingen. Diese fehlen z. B. bei Rhizophysa, bei der der Luftsack vergrössert ist. Durch eine ansehnliche Ausdehnung zu einem weiten Raume nimmt der Luftsack den grössten Theil des Stammes ein, und bildet so den voluminösesten Theil der Colonie, deren Einzelstücke wie einer Seite der Blase ansitzende Anhänge sich ausnehmen. Dieses Verhalten ist bei den Physalien ausgebildet, und wird von einer Verkürzung des Stammes begleitet. Ein anderer Zustand ist bei den Velelliden gegeben, deren Luftsack zum stark verkürzten Stamme eine terminale Lage einnimmt, und sich unter flächenartiger Ausdehnung zu einer Scheibe vergrössert, deren knorpelartige derbe Wandungen durch Scheidewandbildung den Binnenraum in zahlreiche Kammern theilen. Im ersten Bildungszustande stellt der Luftbehälter auch hier einen einfachen Sack vor. Bei Porpita bleibt die Scheibe platt kreisförmig, bei Velella erhebt sie sich in einen schräg gestellten dünnen Kamm, in welchen die Lufträume der Platte sich nicht fortsetzen. Die concentrisch

gelagerten Kammerräume des Luftbehälters stehen bei Velella unter sich durch Oeffnungen in Verbindung. Nach aussen öffnen sie sich durch eine Anzahl an der Oberfläche gelagerter Löcher. Bei Porpita gehen von der untern Fläche des Luftbehälters noch feine luftführende Canäle ab, welche verästelt in den die Ernährungsindividuen tragenden Theil des Stammes eindringen.

§ 72.

Die Verbindung der höher entwickelten freien Form mit der durch einen festsitzenden polypenförmigen Körper repräsentirten niederern, herrscht auch noch in der Abtheilung der Medusen (Discophoren) die durch ihre Organisation von den Hydromedusen in manchen Puncten verschieden sind. Auch die Polypenform (Scyphostoma) erscheint auf einer höhern Organisationsstufe als die Mehrzahl der Hydroïdpolypen, und bietet nur mit einigen derselben (Corymorpha) Anknüpfungspuncte. Sie entwickelt sich ebenso wie bei den Hydroïdpolypen aus einer erst freien dann sich festsetzenden Planula (Fig. 23. 1, 2). Die Grundform des Körpers stimmt jedoch nicht blos mit manchen Hydroïdpolypen, sondern auch mit dem Medusenzustande derselben darin überein, dass zwei gleichwerthige Nebenaxen die Hauptaxe kreuzen. Die Organe sind also nach der Vierzahl angeordnet, u. lassen am Körper vier Antimeren unterscheiden. Aus dieser Polypenform entstehen die Medusen wiederum durch Sprossung, die aber nicht wie bei den Hydroïden eine laterale, sondern eine terminale ist. Der den Mund tragende Endabschnitt des Scyphostoma beginnt allmählich vom übrigen Körper sich abzuschnüren (Fig. 23. 4.), und indem der Körper dabei fortwächst werden gegen den aboralen Pol zu immer neue Abschnitte metamerenartig gesondert (Strobila; Fig. 23. 5.), die sämmtlich medusenähnlich sich ausbilden. Der Polypenleib wird dadurch in eine oft bedeutende Anzahl von Medusen zerlegt, die allmählich sich ablösen (Ephyraform), und frei geworden eine weitere Ausbildung eingehen.

Fig. 23.

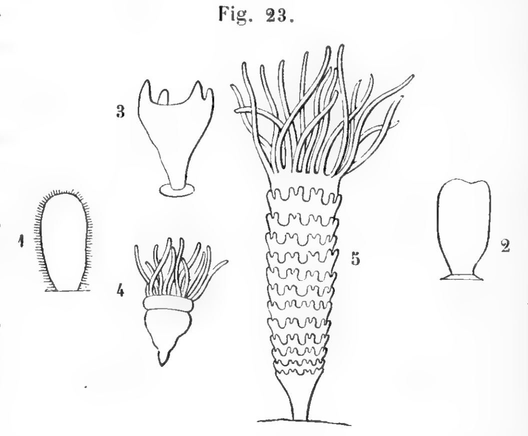


Fig. 23. Jugendzustände von *Aurelia aurita*. 1. Planulaform, sich festheftend. 2., 3. Uebergang in die Polypenform. 4. Beginn der Metamerenbildung. 5. Fortgesetzte Metamerenbildung (Strobila und Differenzirung derselben.) (Nach M. Sars.)

Dieser für Cephaea, Aurelia und Cassiopeia bekannte Vorgang fehlt bei Pelagia, deren Eier sich in schwimmende Planulae verwandeln, die, ohne ein polypenförmiges Stadium, zu jungen Medusen werden. Die Ontogenie der Pelagia ist also auf wenige Stadien zusammengezogen, während sie bei den andern, über eine grössere Formenreihe ausgedehnt, mehr einer Wiederholung der paläontologischen Entwickelung entspricht. Für diese wird der polypenförmige festsitzende Zustand als Ausgangspunkt gelten müssen, woran sich zunächst die allmähliche Umwandlung des Polypen in eine freiwerdende Meduse anschloss. Die Gliederung des Scyphostoma in eine Mehrzahl von Medusen erscheint unter jener Voraussetzung als ein secundärer Vorgang, der erst allmählich, nachdem nicht mehr der ganze Polypenkörper in die Meduse sich umwandelte, zur Ausbildung kam. Aus dem beim Uebergange des Polypen in die Strobila stattfindenden Wachsthume letzterer Form ist ersichtlich, dass den Ernährungsverhältnissen des Scyphostomazustandes für die Entstehung der Strobilaform, d. h. für die Sprossung der Medusen, eine wichtige Rolle zukommen muss, so dass die Entstehung der ganzen Erscheinung mit der Ernährung des Scyphostoma in causalem Zusammenhang steht.

Wie die Medusen durch die Scyphostomaform mit den Hydroïdpolypen in verwandtschaftlichem Verhältnisse stehen, so besitzen sie noch nähere Beziehungen zu den Calycozoën, die wieder von der Scyphostomaform ableitbar erscheinen. Der mit einem kurzen Stiele festsitzende Körper ist schirmartig verbreitert und kommt im Verhalten seiner Axen mit den Scyphostomen und deren Abkömmlingen überein. In manchen Beziehungen bietet er auch eine nähere Verwandtschaft mit den Anthozoën. Dadurch erscheint in den Calycozoën eine sehr wichtige Zwischenform, die aus der für mehrere grosse Abtheilungen der Zoophyten gemeinsamen Stammform mit relativ wenigen Modificationen sich fortgesetzt hat.

§ 73.

Für die Anthozoën ist die primitive Körperform mit jener anderer Zoophyten in vollkommener Uebereinstimmung, und auch die ersten Zustände der sich festsetzenden Planula bieten keine wesentlichen Differenzen. Das Erscheinen von Tentakeln und die später folgende innere Differenzirung lässt manche Verschiedenheiten auftreten, zunächst in der Grundzahl der Nebenaxen des Körpers. Bei einigen treten nur 4 Tentakel auf (Tetractinia), bei anderen 6, (Hexactinia) und endlich bei noch andern 8 (Octactinia). In den beiden ersten Abtheilungen bleibt es nicht bei dieser Zahl, vielmehr erscheint alsbald eine Vermehrung der Tentakel der eine entsprechende Veränderung der inneren Organisation parallel geht. Es wird damit am Organismus eine grössere Zahl von Queraxen unterscheidbar, deren Grundzahl

in den meisten Fällen die zuerst erschienene Zahl ist. Bei den Octactinien dagegen persistiren die ersten vier Queraxen.

Der meist cylindrische Körper des jungen Thieres behält diese Form nur in wenigen Abtheilungen (Cereanthus, Actinia). Bei den übrigen kommt es wieder zu einer Stockbildung, welche für die äussere Erscheinung dieser Zoophyten die grösste Mannichfaltigkeit der Formen bedingt. Die Stöcke (Polyparien) entstehen entweder durch unvollständige Theilung oder durch Knospenbildung, beide zuweilen combinirt.

Die Theilung (Längstheilung) erweist sich in der Stockbildung bis zu sehr verschiedenen Stufen ausgeführt. Bei manchen Fällen ist sie nur durch ein Auswachsen in die Quere angedeutet, und es kommt zu gar keiner Scheidung des Organismus, z. B. bei manchen Fungien. Andere bieten die Theilung nur an der oralen Körperoberfläche, indess im Innern ein continuirliches Verhalten fortbesteht. Durch die Fortsetzung dieses Vorganges entstehen Stöcke mit zahlreichen Mundöffnungen, die in mannichfach gewundenen, am Rande mit Tentakeln besetzten Reihen angeordnet sind (Maeandrina). Während auf diese Weise mehr flache oder rasenartig ausgebreitete Stöcke entstehen, treten durch die Combination der Theilung mit einem bedeutenden Längewachsthum der Personen verästelte Stöcke auf, die nicht blos verschiedene Ausdehnung, sondern auch sehr mannichfache Formen der Verzweigung gewinnen können. In ähnlicher Weise liefert die Sprossung complicirte Stockbildungen. Auf beiderlei Art entsteht eine dem gesammten Stocke zugehörige, allen Personen gemeinsame Körperparthie (Coenosark, Coenenchym). Von dieser entwickelt sich der basale Abschnitt bei den nicht festsitzenden, sondern nur lose im Schlamm oder Sande steckenden Stöcken der Octactinien zu einem der Sprossung entbehrenden stielähnlich geformten Theile des Stockes (Pennatuliden).

§ 74.

In der von den übrigen Acalephen am meisten abweichenden Abtheilung der Ctenophoren bildet sich aus der mit den anderen im wesentlichen übereinstimmenden Larve alsbald die definitive Leibesform aus. An dieser sind vier senkrecht auf die Hauptaxe gerichtete Nebenaxen unterscheidbar, nach denen die wichtigsten Organe angeordnet sind. Der Körper folgt damit im allgemeinen dem radiären Typus der bei den Beroïden am meisten ausgeprägt ist. Dieser achtstrahligen Form liegt jedoch höchst wahrscheinlich eine vierstrahlige zu Grunde bei der jeder Radius sich in zwei getheilt hat. Je zwei aus einem primitiven Radius entstandene Radien sind den gegenüberstehenden Radien derselben Queraxe gleich. Die Ausbildung der Körperform erfolgt nach den Polen einer der beiden primitiven Queraxen. Die in dieser Richtung aufgetretene Differenzirung ist schon bei den Cydippiden deutlich, mehr ist sie bei den Mnemiden durch lappenartige

gegen den Mundpol gerichtete Fortsätze ausgeprägt, am meisten bei Cestum, dessen Körperform durch Auswachsen in der Richtung zweier congruenter Interradien in eine Bandform überging.

Gliedmaassen.

§ 75.

Als Gliedmaassen können die als Tentakel bezeichneten Fortsatzbildungen des Körpers angesehen werden, welche den Spongien fehlen, bei den Acalephen in grosser Verbreitung getroffen werden, und ebenso von bedeutendem Einflusse auf die äussere Formerscheinung dieser Organismen, als für die Gesammt-Oekonomie derselben von hohem functionellen Werthe sind. Die meisten sind wie die Leibeswand contractil, doch gibt es auch starre nur wenig bewegliche Formen (Trachynemiden). Die Tentakel sind der Sitz einer bedeutenden Empfindlichkeit, und fungiren somit als Sinnesorgane; in vielen Fällen sind sie Greifwerkzeuge, und endlich dienen sie durch die ihnen eingefügten Nesselzellen als Waffen.

Den niedersten Befund bieten die Hydroïdpolypen, deren Tentakel in manchen Abtheilungen (Coryneen) über die Oberfläche des vordersten (dem oralen Pole nächst gelegenen) Körperabschnittes zerstreut sind (Fig. 20). Bei manchen macht sich eine regelmässigere Vertheilung bemerkbar, die bei anderen in die Herstellung eines »Tentakelkranzes« übergeht. (Hydractinia, Eudendrium, Campanularia) (Fig. 21). Letzterer ist meist in einiger Entfernung von der Mundöffnung angebracht; durch ihn wird der bezügliche Körpertheil höher potenzirt und erscheint einem Kopfe analog, wie man dann die tentakeltragenden Körpertheile der Hydroïden auch als »Köpfchen« zu bezeichnen pflegt.

Der höheren Differenzirung des gesammten Körpers der Tubularien entspricht die Ausbildung eines zweiten Tentakelkranzes, der den Mund direct umgibt. Der äussere Tentakelkranz ist mit der scheibenähnlichen Ausbreitung des Köpfchens an den Rand desselben gerückt. Es sind also hier Mundtentakel und Randtentakel unterscheidbar. Letztere erlangen bei den Hydromedusen wie bei den Discophoren eine grosse Ausbildung.

Die Randtentakel, Randfäden, meist sehr bedeutend verlängerte fadenartige Anhänge des Glocken- oder Schirmrandes der Hydromedusen sind immer nach den Körperradien geordnet. Bei dem Bestehen interradialer Tentakeln treten diese meist nach den radialen auf, selbst wenn ihre Zahl eine bedeutende ist. Zuweilen stehen sie in Büscheln (Lizzia) oder sind verzweigt (Cladonema). Der über die Radienzahl hinausgehenden Vermehrung der Tentakel steht die Minderung gegenüber. Nur zwei Tentakel besitzt Saphenia. Bei einigen kommt nur Ein Tentakel zur Ausbildung (Stenstrupia).

Bei den Trachynemiden sind die Tentakel gleichfalls radial angeordnet, manche besitzen dazu wie die Aeginiden noch interradiale. Eigenthümlich ist die Einfügung der Tentakel an den Körper, indem das Stützgewebe der ersteren einen oft ansehnlichen Fortsatz in letzteren einschickt. Auch Reductionen kommen vor. Nur 2 Tentakel besitzt Aeginopsis. Bei den Geryoniden findet ein Wechsel der Tentakel statt, indem das junge Thier vergängliche Randfäden (Larvententakel) von anderm Baue besitzt. Die unter den Hydromedusen verbreiteten Mundtentakel entsprechen gleichfalls der Grundzahl der Radien des Körpers. Bald sind sie einfach, bald verzweigt. Sie bilden jedoch kein allgemeines Vorkommen und werden häufig durch Ausdehnungen des Mundrandes ersetzt. Trachynemiden und Aeginiden entbehren sie allgemein.

Unter den Siphonophoren entbehren alle medusiformen Personen der Randfäden, die nur als Rudimente, wie z. B. in den Nesselknöpfen der Deckstücke, angedeutet erscheinen. Dieser Mangel eines für die Oekonomie der Stöcke wichtigen Apparates wird durch die »Taster« und die »Senkfäden« compensirt, welche aus Umbildungen medusiformer Personen sich erklären lassen (vergl. oben § 71).

Den Discophoren fehlen die Randfäden in den Abtheilungen der Rhizostomiden und Cyaneen, welch' letztere vier ansehnliche von der Unterfläche des Schirmes entspringende Tentakelbüschel besitzen, die weder auf Randfäden noch auf Mundtentakel bezogen werden können. Bei anderen kommen Randfäden bald nach der Radienzahl, bald auch interradial verbreitet vor. Schon bei den Charybdeïden zeigt Charybdea vier von pfeilerartigen Fortsätzen der Glocke getragene Tentakel, die bei Tamoya (T. quadrumana) durch ebensoviele Büschel repräsentirt sind. Eine Vermehrung findet sich bei den Pelagien, und eine sehr grosse Anzahl feiner Randfäden zeichnet die Aurelien aus. Mundtentakel erscheinen als feine franzenartige Fortsätze an den Rändern der den Mund umstehenden Arme. Bei den Rhizostomiden sind sie längs der zahlreiche Mundporen tragenden Rinnen vertheilt.

Bezüglich der Lucernarien ist ein doppeltes Verhalten der Randfäden zu bemerken, indem sie bei einer Abtheilung (L. cyathiformis) ganz ähnlich wie bei Medusen den Rand des becherförmigen Körpers besetzen, jedoch deutlich eine Scheidung in acht Gruppen erkennen lassen, indess sie bei anderen (L. auricula) ebensoviele auf die Enden der vier vom Körper ausgehenden Zipfelpaare vertheilte Büschel bilden.

Die Tentakel der Anthozoen sind nach den grösseren Abtheilungen verschieden. Acht blattförmige eingekerbte oder gefiederte Tentakel umgeben die Mundöffnung der Octactinien. Eine meist grössere Anzahl cylindrischer Tentakel kommt den Hexactinien zu. Sie umstehen die Mundfläche des Körpers oder sind auf ihr zerstreut, zuweilen auch auf lappenförmigen Fortsätzen derselben angebracht.

Bei den Ctenophoren sind ausser hin und wieder vorhandenen unansehnlichen Fortsätzen am Rande der Mundöffnung in einzelnen Familien (Calymniden, Callianiriden) grosse in der Nähe des Mundes sich erhebende lappenförmige Ausbreitungen des Körpers vorhanden, die man mit den Tentakelbildungen zusammenstellen kann, obschon sie diesen morphologisch fremde Gebilde sind. Ausser diesen bestehen in einigen Gattungen (Cydippiden) den Randfäden der Medusen ähnliche, den Polen einer interradialen Queraxe des Körpers entsprechende »Senkfäden«, die zuweilen mit secundären Anhängen besetzt sind.

Integument.

§ 76.

Das Integument der Cölenteraten bietet die primitivsten Verhältnisse bei den Spongien, indem es aus dem nur wenig differenzirten Ectoderm sich zusammensetzt, welches den mannichfaltigen Umgestaltungen des den Ernährungsapparat begrenzenden Entoderms folgt. Die durch letzteres Verhältniss sich ergebenden Eigenthümlichkeiten sind weiter unten (§ 83) berücksichtigt.

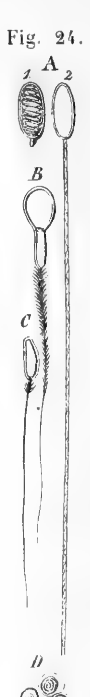
Die Zellen des Ectoderms erhalten sich seltener selbstständig, sondern stellen in der Regel Syncytien dar, die im Wechselspiel der Bewegung bedeutende Formveränderungen der Körperoberfläche bedingen.

Unter den Acalephen geht das Ectoderm sehr frühzeitige Differenzirungen ein, so dass die ziemlich allgemein verbreitete äusserste Zellenschicht, Epidermis, in den meisten Fällen nur einen Theil der primitiven Ectodermschicht vorstellt. Die bei den Schwämmen nur auf frühere Entwickelungsstadien beschränkte Wimperbekleidung des Körpers erhält sich bei den Acalephen nicht blos während der sogenannten Larvenstadien, wo sie der Locomotion vorsteht, sondern geht auch vielfach auf spätere Formzustände über, wobei sie meist auf einzelne Theile, z. B. die Tentakelbildungen beschränkt wird.

Mit der Volumsvergrösserung des Körpers wird die Bedeutung der Cilien für die Locomotion aufgegeben. Nur in einer einzigen Classe, bei den Ctenophoren, erhält sich diese Beziehung unter Zunahme des Volums der Cilien. Statt der allgemeinen Bewimperung der Larve bilden sich den Körper in Längsreihen besetzende Cilien, welche durch Auswachsen in die Länge und Breite in bewegliche Schwimm- oder Ruderplättchen sich umgestalten. Die Plättchen sind mit der breiteren Basis dem Körper verbunden und nur an dieser Stelle äussert sich die vom Willenseinflusse des Thieres abhängige Contractilität, während der übrige grössere Theil der Plättchen rigid erscheint. Meist sind acht Reihen solcher Plättchen vorhanden, die als Ruderorgane thätig sind. Bei manchen treten nur 4 Reihen derselben auf, und auf diese Zahl beschränken sich die Reihen bei Cestum. Als eigenthümliche

Modificationen der Epithelelemente sind die bei allen Acalephen verbreiteten, wenn auch nicht ausschliesslich auf diese Abtheilung beschränkten Nesselkapseln anzusehen, feste in Zellen entstehende Kapseln (Fig. 24. *B*), welche in ihrem Innern einen elastischen, spiralig zusammengerollten Faden enthalten (*A*), der meist bei Berührung der Kapsel als starres Gebilde nach aussen hervortritt. Diese Nesselkapseln finden sich bald einzeln bald in Gruppen, und zeigen zuweilen eine sehr regelmässige Anordnung. Oft geht diese zu ausserordentlich complicirten Einrichtungen über, wie z. B. an den Nesselknöpfen der Siphonophoren, bei denen die Nesselzellen häufig in spiralige Bänder angeordnet sind. Auf der Oberfläche entstanden, erhalten diese »Nesselbatterieen« bei vielen eine besondere Umhüllung, indem sie von einer Integumentlamelle umschlossen werden.

Fig. 24.



Obschon diese Zellen über die ganze Oberfläche des Körpers verbreitet vorkommen, und auch im Entoderm und dessen Producten nicht fehlen, so sind doch manche Körpertheile ihr vorzüglicher Sitz. Das sind vor Allem die Tentakelgebilde, oder andere Vorsprünge des Körpers. Die Formen der Nesselkapseln sowie der feinere Bau des Fadens bieten bedeutende Verschiedenheiten, und ergeben für die einzelnen Abtheilungen charakteristische Befunde.

Die Epithelschichte besitzt auch eine secretorische Thätigkeit, durch welche mehr oder minder den Körper umschliessende Gehäuse geliefert werden. Sie finden sich unter den Hydroïdpolypen verbreitet, aus einer festen, dem Chitin nahestehenden Substanz gebildet, häufig mit mannichfaltigen Sculpturen, Leisten, Stacheln, Wülsten etc. versehen. Besonders bei den in Colonieen vereinigten Hydroïdpolypen finden sich solche röhrenförmige Gehäuse, die bald nur auf den festsitzenden Theil des gemeinsamen Stockes beschränkt sind (Hydractinia), bald sich über die Verzweigungen des Stockes fortsetzen (Tubularia, Eudendrium, Pennaria) bald auch den einzelnen Personen zugetheilt sind (Campanularia, Sertularia). Dadurch vermag der weiche Polypenstock sich weiter emporzuheben, es werden Stützorgane gebildet, die je nach ihrer Ausdehnung verschiedengradigen Werth besitzen und auch bei der Befestigung des Stockes von Belang sind.

Fig. 24. Verschiedene Formen von Nesselzellen. *A* Nesselzellen von Corynactis, 1. mit dem spiralig aufgerollten Faden, 2. mit ausgestrecktem Faden. *B C* Nesselzellen von Siphonophoren mit ausgestrecktem, theilweise mit Häkchen besetztem Faden. *D* Nesselzellen von Medusen; Faden noch eingerollt, bei einer noch nicht differenzirt.

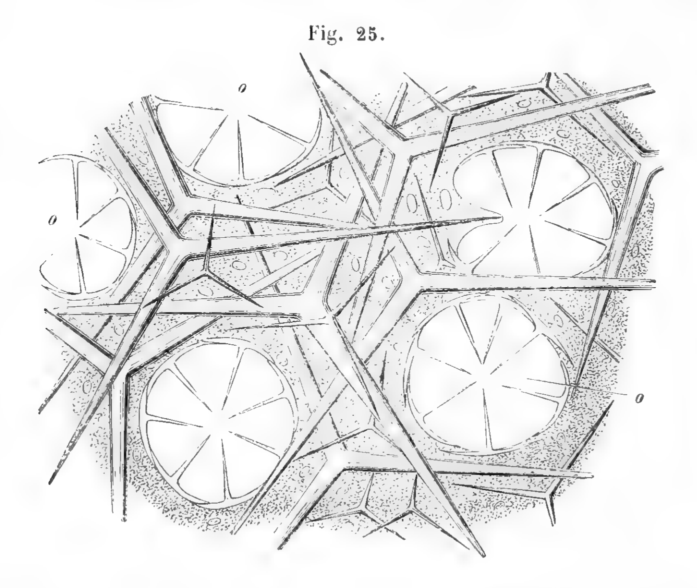
Skelet.

§ 77.

Ausser den in den vorhinerwähnten Gehäusebildungen gegebenen Stützorganen kommen den Cölenteraten noch vielfache andere Skeletbildungen zu, die gleichfalls als Differenzirungen des Ectoderms sich darstellen.

Unter den Schwämmen, von denen ein Theil (Halisarcina) festerer Bildungen entbehrt, entstehen Stützgebilde im Ectoderm entweder in Gestalt fester Nadeln (Spicula) oder weicherer Fasern. Die ersteren sind entweder aus Kalk oder Kieselerde gebildet, wonach Kalk- und Kieselschwämme unterschieden werden. Einfacher verhalten sich die Spicula der Kalkschwämme, indem sie hier nur als Stabnadeln, drei- oder vierstrahlige Nadeln vorkommen, die in der Vertheilung

Fig. 25.



und Anordnung im Körper bei zahlreichen Modificationen des Einzelverhaltens eine grosse Regelmässigkeit darbieten. Die vorstehende Figur gibt eine Darstellung des Verhaltens der im Ectoderm gelagerten Spicula bei einem Kalkschwamm. Die aus Kieselerde bestehenden Hartgebilde bieten eine viel bedeutendere Mannichfaltigkeit der Form, und ausser den in zahlreichen Combinationen bis zu vielstrahligen Sternen verbundenen Nadelgebilden kommen noch mannichfaltige andere feste Theile,

Fig. 25. Ein Stück der Körperoberfläche eines Kalkschwammes (Sycaltis perforata) zur Darstellung der im Ectoderm liegenden dreistrahligen Spicula. *o* Dermal-Ostien, jedes von einem Spiculakranze umgeben. (Nach Häckel.)

z. B. Doppelscheiben (Amphidisken) vor. Die oft sehr lang gestreckten Kieselnadeln setzen zuweilen ausserordentlich zierliche Gerüste (Euplectella) zusammen, oder sie bilden mächtige weit über den Körper hinausragende Büschel fadenförmiger Gebilde (Hyalonema). Bei den Hornschwämmen endlich wird das Gerüste des Leibes durch netzförmig verbundene Fasern gebildet, die aus einer dem Chitin verwandten Substanz bestehen.

Die Ablagerung anorganischer Substanzen im Ectoderm und seinen Derivaten führt auch bei den Acalephen zu zahlreichen Skeletbildungen. Bei den Anthozoën bieten sie vornehmlich die zu Stöcken vereinigten Formen dar, und zwar sind es fast ausschliesslich Kalksalze, welche die Hartgebilde zusammensetzen. Die Bildung der letzteren erfolgt entweder in bestimmt geformten (Fig. 26), durch die Weichtheile des Körpers zerstreuten Depositionen (Fig. 33), oder es entstehen zusammenhängende Massen, die wieder je nach der Art ihrer Bildung mehrfach verschiedene Zustände darstellen. Die Kalkkörper (Spicula) lagern immer in dem bindegewebigen Theile des Parenchyms, und sind von mannichfaltiger Gestaltung. Sie besitzen eine organische Grundlage, die nach Entfernung des Kalkes die Form der Spicula wiedergibt. Die zusammenhängenden Skeletbildungen kommen entweder durch Vereinigung von Spiculis zu Stande, wobei eine erhärtende organische Substanz die Verbindung besorgt, z. B. bei Corallium, oder sie entstehen durch unmittelbare Verkalkung einer in der Axe des Cönenchyms liegenden abgesonderten Hornsubstanz, ohne dass Spicula vorhanden wären. Ist die organische Substanz vorwiegend, so bilden sich hornartige Axenskelete, wie bei den Gorgoniden und Antipathiden. Diese Axenskelete beschränken sich bald nur auf den Stamm der Colonie, wie bei den Pennatuliden, wo sie im Schafte des Stockes liegen, oder sie dehnen sich über alle Verästelungen des Stockes aus. — An die Axenskelete schliesst sich eine andere Form an, die durch allmähliche Verkalkung des Körperparenchyms entsteht, ohne dass die Abscheidung einer organischen Grundlage, die einen Träger der Verkalkung abgibt, dabei besonders betheiligt wäre. Solche Skelete bilden die Kalkgerüste der Fungien, Asträen, Madreporen, wie die der Tubiporen. In der ganzen Erscheinung dieser Gerüstbildung kann eine Fortsetzung und Ausbildung der bei den Schwämmen getroffenen Skelete erkannt werden.

Fig. 26.

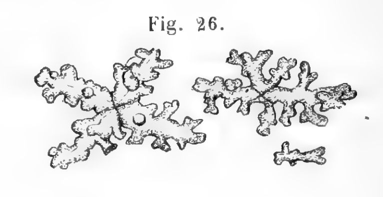
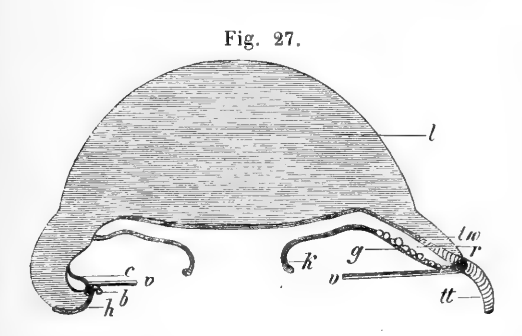


Fig. 26. Kalkspicula von *Alcyonium*.

§ 78.

Eine andere Art von Stützorganen kommt durch Cuticularbildungen oder durch Differenzirungen resistenterer Bindesubstanzen im Innern des Körpers zu Stande. Dem einfachsten Befund bieten hier wieder die Hydroïdpolypen, bei denen zwischen Ectoderm und Entoderm eine homogene Lamelle vorkommt, die als Stützlamelle für die ihr angelagerten weicheren Gewebe fungirt. Während dieses Gebilde in seiner Bedeutung als Stützorgan bei einem Theile der Hydroïden durch die Bildung äusserer Gehäuse beschränkt wird, findet sich im Anschlusse hiervon bei den Tubularien eine mächtige Schichte von Stützgewebe in der dem freien, köpfchenförmigen Theile des Thieres zugehörigen Körperwand. Hierin erscheint eine Vorbildung der bei den Medusen zu höherer Entfaltung kommenden Einrichtung der sogenannten Gallertscheibe, die bei manchen derselben (Medusen von Clavatella, dann Eleutheria) noch eine geringe Ausbildung zeigt.

Fig. 27.



Die Gallertscheibe ist bei den Hydromedusen bald völlig homogen bald von feinen Fasern durchsetzt, welche vom Ectoderm zum Entoderm sich fortsetzen. Sie bildet eine die Körperform bedingende, der aboralen Fläche des Körpers angehörige Scheibe (Fig. 27. *l*), die bis zur Glockenform modificirt sein kann, letzteres dadurch, dass ihr Rand gegen die orale Fläche sich umbiegt. Der oralen Fläche der Scheibe lagern die aus dem Entoderm gesonderten Organe, also vorzüglich das Gastralsystem aus. Nach dieser Seite ist die Gallertscheibe der Geryonien in einen Stiel ausgezogen, der den Magen trägt. (Vergl. Fig. 35. *p*.)

Wiewohl der Gallertschirm der Discophoren äusserlich mit jenem der Hydromedusen übereinstimmt, so ist er doch durch nicht unwichtige Verhältnisse davon unterschieden. Denn seine Substanz umschliesst als gallertiges Bindegewebe mannichfaltige Formelemente, und setzt sich oralwärts auf den sogenannten Magenstiel fort, da-

Fig. 27. Schema eines Verticalschnittes durch eine erwachsene Cunina rhododactyla, rechts durch eine radiale, links durch eine interradiale Verticalebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringcanal. *g* Zeugungsstoffe. *h* Mantelspange. *k* Magen. *l* Gallertscheibe. *r* Radialtasche. *tt* Tentakel. *tw* Tentakelwurzel. *v* Velum. (Nach E. Häckel.)

durch dass grössere Strecken des Gastrovascularsystems davon umschlossen werden.

Untergeordnetere Einrichtungen stellen die Stützgebilde der Tentakel vieler Hydromedusen dar. Sowohl bei Hydriformen wie bei Medusen (Trachynemiden, Aeginiden) wird die Axe der Tentakel von einer Zellenreihe gebildet, deren Elemente ähnlich den Knorpelzellen durch eine mehr oder minder mächtige homogene Membranschichte abgekapselt erschienen. Die Zellenreihen bieten dadurch eine gewisse Rigidität. Ein ähnlich zusammengesetzter Ring (Ringknorpel) finden sich am Scheibenrande mancher Medusen (z. B. Geryoniden).

Muskelsystem.

§ 79.

Unter den Spongien ist die Existenz auf Muskeln beziehbarer Formelemente nicht mit Sicherheit erwiesen, ja bei den genauer gekannten Kalkschwämmen fehlen sie sogar mit Bestimmtheit, und alle Bewegungserscheinungen des Thierleibes leistet das Protoplasma des Ecto- und Entoderms.

Die erste Sonderung einer Muskelschichte ist bei den Hydromedusen (Hydriformes) erwiesen, wo die Zellen des Ectoderms contractile, bandartige Ausläufer besitzen, die unterhalb jener Zellenschichte ein zusammenhängendes Stratum bilden. (Vergl. §. 33). Diese auch auf die Tentakel sich fortsetzende Schichte empfängt in einzelnen Theilen z. B. am Stamme der Siphonophorenstöcke, eine mächtigere Ausbildung. Bei den Medusen ist sie auf die den Gastrovascularapparat tragende Fläche der Scheibe beschränkt, wo sie die »Subumbrella« vorstellt. Vom Rande der Glocke oder der Scheibe geht sie auf einen verschieden breiten membranösen Fortsatz über, das V e l u m, das wesentlich aus Muskelfasern besteht, und ebenso erstreckt sie sich auf die Tentakelbildungen. Complicirter ist die Muskulatur bei den Discophoren, von denen Manche auch mit einem Velum versehen sind (Aurelia). Bei allen Medusen bieten die Formelemente der Muskulatur eine feine Querstreifung dar, die den gleichen Theilen der Hydriformen abgeht.

Unter den Ctenophoren sind sowohl oberflächliche, den wimpertragenden »Rippen« folgende Muskelzüge beobachtet, wie auch im Innern des gallertigen Körpergewebes Muskelfasern vorkommen sollen.

Am reichlichsten erscheint die Muskulatur bei den A n t h o z o ë n entwickelt. So wird bei den Actinien die festsitzende Sohle des Körpers vorwiegend von Muskeln gebildet und am übrigen Körper sind Ring- und Längsfaserschichten unterscheidbar, die auch auf den Tentakelapparat sich fortsetzen. Bei den stockbildenden Anthozoën scheinen die

Körper der Einzelthiere gleichfalls Ring- und Längsmuskeln zu besitzen, und auch das weiche Cönenchym wird contractil, indem die dasselbe durchziehenden Canalnetze des Gastrovascularsystems von Muskelfasern begleitet sind.

Nervensystem.

§ 80.

Durch den Mangel aller auf besondere Organe der Empfindung beziehbaren Einrichtungen stellen sich die Spongien auf die niederste Stufe thierischer Differenzirung. Fast unmittelbar reihen sich daran die Acalephen, deren niedere Formen gleichfalls jene Organe noch nicht gesondert zeigen. So erscheint bei den Hydroïdpolypen die Zellenschichte des Ectoderms noch als indifferentes Empfindungsorgan. Auf dasselbe einwirkende Reize lösen Bewegungen der mit jenen Zellen zusammenhängen Fasern der Muskelschichte aus (§ 33), und erst bei den Medusiformen sind gesonderte als Nervensystem zu deutende Theile erkennbar. Sie liegen an dem zugleich die Sinnesorgane tragenden am meisten nach aussen entfalteten perioralen Körpertheile. Das Nervensystem der Medusen bildet nämlich einen längs des Scheibenrandes verlaufenden Ring, der aus einem faserigen Gewebe gebildet, in regelmässigen Abständen ganglionäre Anschwellungen mit zelligen Elementen zeigt. Die Ganglien entsprechen in ihrer Lage den als Sinnesorgane zu deutenden Randkörpern und senden Fädchen ab, welche theils zu den Tentakeln verlaufen, theils die Radiärcanäle begleiten. Dieser durch die Untersuchungen Häckel's bei Geryoniden am genauesten bekannt gewordene Nervenring findet seine Stütze am Ringknorpel und liegt zwischen diesem und dem Ringcanale des Scheibenrandes. Die Anschwellungen des Nervenringes stellen centrale Organe vor, welche durch die faserigen Abschnitte untereinander verbunden sind. Minder genau ist unsere Kenntniss vom Nervensystem der Discophoren.

Auch das Nervensystem der Ctenophoren ist bis jetzt nur wenig sicher nachgewiesen. Die Centren desselben sollen als mehrere mit einander verbundene Ganglien in der Nähe des aboralen Körperpoles liegen und sowohl zu den unter den Schwimmplättchenreihen verlaufenden Radiärcanälen als auch zum Magen Nervenstämmchen entsenden, welche indess von Manchen in Abrede gestellt sind. Für die übrigen Acalephen sind keine hierher bezüglichen Organe auch nur mit einiger Sicherheit bekannt.

Sinnesorgane.

§ 81.

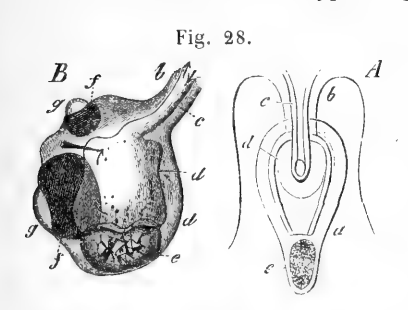
Bei der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse vom Nervensysteme der Cölenteraten kann auch über die als Sinnesorgane anzusehenden Theile keineswegs ein definitives Urtheil abgegeben werden. Das gilt sowohl für die Einrichtungen die man als dem Tastsinne vorstehend betrachtet, als auch von den höheren Sinnesorganen, die man vorzüglich als Hör- und Sehwerkzeuge unterschieden hat. Dem im Integumente vorhandenen allgemeinen Gefühlssinne scheinen besondere Fortsatzbildungen des Körpers zu dienen, die oben (§ 75) als Tentakel aufgeführt sind. Ob dagegen eigene Apparate bestehen, muss für jetzt dahingestellt bleiben, wenn auch das Vorkommen starrer Borsten an den Tentakeln, auf gesonderte Tastorgane schliessen lässt.

Differenzirtere, zu Sinneswahrnehmungen eingerichtete Organbildungen finden sich in den sog. »Randkörpern« die bei den freilebenden Medusen dem Rande des Schirmes angefügt und in zweierlei Zuständen zu unterscheiden sind. Einmal erscheinen sie als bläschenförmige Gebilde, und zweitens als Pigmentanhäufungen, die mit einem hellen lichtbrechenden Körper ausgestattet sind, jenen Organen ähnlich, die bei den höhern Thieren als Endapparate der Sehnerven sich herausstellen. Die ersteren oder Randbläschen sind entweder in die Substanz der Scheibe eingebettet oder springen frei am Scheibenrande vor. Sie bestehen aus einer homogenen, mit Epithel ausgekleideten Kapsel und umschliessen eine oder mehrere concentrisch geschichtete Concretionen oder kleine Krystalle. Die ersteren sind mit der Bläschenwand in fester Verbindung, indem sie von einem kugeligen Vorsprunge der Wand umschlossen werden. Da sie nicht im freien Raume des Bläschens liegen, so schwindet die Aehnlichkeit mit den Gehörbläschen anderer niederer Thiere um Bedeutendes, ohne dass jedoch möglich wäre, eine andere Deutung bestimmter zu formuliren. Dass Sinnesorgane vorliegen erhellt nicht nur aus der Anlagerung der Bläschen auf dem Nervenringe, sondern auch aus der engeren Verbindung mit letzterem, da von dem unter jedem Randbläschen gelegenen Ganglion ein doppelter das Bläschen umgreifender Faserzug ausgeht, der nach stattgefundener Vereinigung in die das Concrement enthaltende kugelige Zellenmasse eintritt (Geryoniden). Die Verbreitung dieser Randbläschen findet sich vorzüglich bei den Eucopiden, Trachynemiden, Geryoniden, Aeginiden. Bei den Aeginiden (Cunina) sind statt der rundlichen Concremente Krystalle vorhanden.

Die letztere Form der Randbläschen bildet einen Uebergang zu ähnlichen Gebilden der Discophoren. Die Randkörper erscheinen hier stets gestielt (Fig. 28. *A B b*) und liegen in einem Ausschnitte oder einer nischenförmigen Vertiefung des Scheibenrandes, von Lamellen-

vorsprüngen desselben schirmartig bedeckt. Einen grossen Theil des Randkörpers bildet ein Hohlraum (Ampulle) (*d*), der mittelst eines in den Stiel übergehenden Canales (*c*) mit dem Gastrovascularsysteme zusammenhängt. Dieser Ampulle angelagert und das freie Ende des Randkörpers einnehmend findet sich ein mit Krystallen gefülltes Bläschen (*e*), welches mit dem gleichen der Aeginiden übereinkommt. Die bedeutendste Verschiedenheit von letzteren ist also nur durch den Mangel der vom Gastrovascularapparat gebildeten Ampulle gegeben.

Fig. 28.



Organe anderer Art finden sich bei den Hydromedusen. Sie scheinen in einem sich gegenseitig ausschliessenden Verhältniss zu den Randbläschen zu stehen, denn sie kommen nur in jenen Familien (Oceaniden) vor, welche der Bläschen entbehren. Als erste Andeutung erscheinen Pigmentflecke an der Tentakelbasis, die zwar in der Regel der lichtbrechenden Medien entbehren, in anderen Fällen dagegen mit Bildungen ausgestattet sind, die an die Krystallstäbchen anderer niederer Thiere erinnern. Bei den Discophoren combiniren sich diese Ocelli mit den bereits erwähnten Randkörpern, sie zeigen bald nur Pigment, bald solches als Umhüllung eines stark lichtbrechenden Körpers (Fig. 28 *B g*).

Auch bei den Ctenophoren bestehen eigenthümliche Sinnesorgane. Vor allem gilt hier ein bläschenförmiges, dem aboralen Pole des Körpers angelagertes Gebilde, welches feste Concremente nach Art der Otolithen in den Gehörbläschen anderer niederer Thiere enthält. Die functionelle Bedeutung auch dieses Organs ist jedoch noch nicht sicher gestellt, und ebenso unsicher ist die functionelle Bedeutung zweier zur Seite der Otolithenplatte gelagerter wimpernder Flächen, der Polfelder, die bei manchen von kurzen Fortsätzen umgränzt sind.

Darmcanal.

§ 82.

Mit der bei den Cölenteraten zuerst auftretenden Sonderung des Körpers in eine Ectoderm- und Entodermschichte ist der niederste Zustand der Ernährungsorgane gegeben, indem das Entoderm einen nach aussen

Fig. 28. Randkörper von Discophoren. *A* von Pelagia noctiluca. *B* von Charybdea marsupialis. *a* der freie Theil des Randkörpers zwischen den Randausschnitten der Körperscheibe gelagert. *b* Stiel. *c* Canal in demselben. *d* Ampulle. *e* Krystallsäckchen. *f* Pigment. *g* Linsenartige Körper.

geöffneten Raum, die erste discrete Bildung einer verdauenden Cavität (Magenhöhle) auskleidet. (Vergl. oben § 28.) In der Gastrulaform erscheint dieser Befund am einfachsten, und geht von da aus in den beiden Haupttabtheilungen der Cölenteraten zahlreiche Sonderungen ein. Die Magenhöhle bleibt nämlich nicht auf jenen einfachen Raum beschränkt, sondern wächst in mannichfaltige Hohlraumbildungen, Canäle, Taschen etc. aus, welche im Organismus bald irregulär, bald in bestimmter Anordnung sich vertheilen. In der Regel verknüpft sich damit eine Arbeitstheilung, und nur ein bestimmter Abschnitt oder mehrere solche fungiren als verdauende Cavität, indess die übrigen Räume mehr zur Vertheilung des ernährenden Fluidums (Chymus) verwendet werden. Damit ist aber die Function dieses Gastralsystems nicht abgeschlossen. Es entspricht ohne Zweifel auch den Zwecken der Athmung, indem es mit der Nahrung aufgenommenes Wasser im Körper verbreitet, und demselben besonders bei den Spongien bedeutend grössere Oberflächen darbietet als die äusseren Körperflächen. Endlich besitzt es wichtige Beziehungen zur Fortpflanzung, indem die Zeugungsstoffe in seinen Wänden entstehen.

§ 83.

Unter den Spongien bleibt jene einfachste Form auf frühe Entwickelungszustände beschränkt, und meist treten bedeutende Complicationen auf. Die Entodermschichte besteht aus deutlichen Zellen von denen jede einen geisselartigen Anhang trägt. Diese Wimperzellen (Geisselzellen) lassen zwischen sich temporäre Lücken entstehen, welche sich in gleichzeitig in der Ectodermschichte auftretende Lücken fortsetzen, so dass die Darmcavität ausser durch die Mundöffnung (Fig. 29 *o*) durch bald da bald dort sich öffnende und wieder schliessende Poren mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Die Zahl der somit eine dermale und eine gastrale Oeffnung besitzenden Porencanäle ist meist sehr gross und in Abhängigkeit von der Zahl der von den Schenkeln der Spicula begrenzten Räume (vergl. Fig. 25 *o*). Diese Befunde finden sich in den niedersten Formen der Kalkschwämme, bei den Asconen ausgeprägt (Olynthus).

Fig. 29.

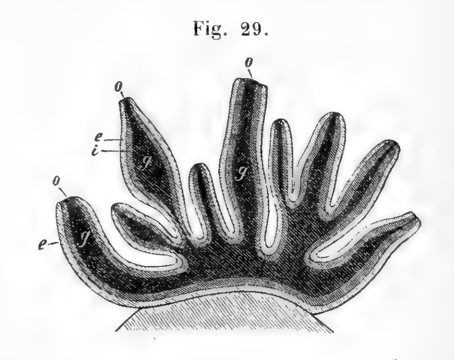
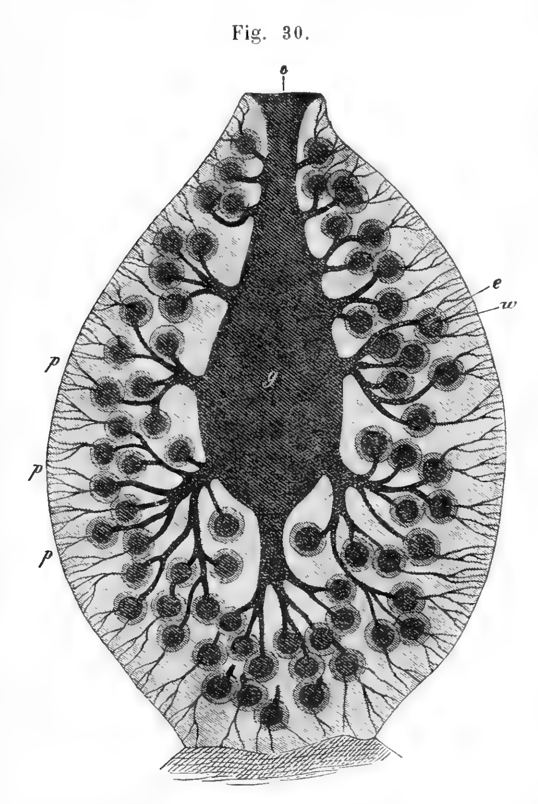


Fig. 29. Ein aus 9 Personen (Individuen) bestehender Asconstock. Schema. *e* Ectoderm. *i* Entoderm. *o* Mundöffnung. *g* Darmhöhle. Nach E. Häckel.

Eine zweite Form entsteht durch Bildung von Ausbuchtungen der Darmhöhle, die sich in das entsprechend verdickte Ectoderm hinein fortsetzen und darin mehr oder minder verzweigte Canäle (Astcanäle) bilden, von denen wieder feine gleichfalls verzweigte Canäle mit Dermalporen ausmünden. In dem Maasse als sich die Sonderung der Darmhöhle in verzweigte Canäle ausgeprägt hat, verliert sie ihre Bedeutung als Magenhöhle und zugleich die Entodermauskleidung, welche sich dann auf die verzweigten Canäle beschränkt. Die Entodermschichte bleibt aber auch hier nicht allgemein, sondern zieht sich endlich sogar nur in Ausbuchtungen jener Astcanäle zurück, welche dadurch die sogenannten **Wimperkammern** vorstellen.

Fig. 30.



Die nebenstehende Abbildung (Fig. 30) stellt letzteren Zustand vor, bei dem das Entoderm nur noch die Wimperkammern (*w*) auskleidet. Modificationen dieses unter den Kalkschwämmen bei der Gruppe der Leuconen bestehenden Verhaltens bilden sich durch Verbindungen der Astcanäle wie der Wimperkammern untereinander, woraus netzförmige Canalsysteme hervorgehen. Kieselschwämme wie Hornschwämme schliessen sich diesem Typus an.

Eine dritte Form entsteht durch Bildung dichtstehender, radial zur Magenhöhle gerichteter Canäle, welche in ihrem Verhalten der einfachen Asconform entsprechen, jedoch meist nur durch Dermalporen nach aussen communiciren. Die primitive Darmhöhle verliert hier wie bei den Leuconen mit ihrer Geisselzellenschicht (Entoderm) die nutritive Function, welche auf die Radiärröhren beschränkt wird. Letztere bleiben

Fig. 30. Schema des Gastralsystems eines Leucon (Dyssycus ananas mit Ausbildung der Astcanäle). *o* Mundöffnung. *y* Darmhöhle. *p* Dermalcanäle. *w* Wimperkammern. Die Unterscheidung von Ectoderm und Entoderm ist wie auf vorhergehender Figur dargestellt. (Nach E. Häckel.)

selten frei, sondern verschmelzen meist theilweise oder vollständig mit ihren Wandungen zu einer mächtigen, die primäre Darmhöhle umgebenden Schichte. Bei nur theilweisem Verschmelzen der Radiärröhren entsteht aus den Zwischenräumen ein System von Canälen, welche nur von Ectoderm ausgekleidet sind. Realisirt ist diese Form unter den Kalkschwämmen bei den Syconen.

Unzählige, bis auf individuelle Zustände herabreichende Modificationen bieten sich innerhalb der einzelnen Formen dar, welche erst durch Häckel's Monographie in naturgemässen Zusammenhang gebracht wurden. Die primäre Darmhöhle erleidet Aenderungen durch Ausbuchtungen sowie durch Entstehung von Septis oder Trabekeln von Seite des Ectoderms, und kann ebenso mit der Entfaltung des von ihr ausgehenden Canalsystems sich völlig rückbilden, welche Erscheinung (Lipogastrie) bei Horn- und Kieselspongien nicht selten ist. Eine gleiche Rückbildung kann auch die Mundöffnung eingehen (Lipostomie) ohne dass die Magenhöhle sich daran betheiligt; die Dermalporen übernehmen dann die Function einführender Canäle, oder es bestehen an der Stelle der Mundöffnung zahlreiche kleine Lücken, wie bei Euplectella.

§ 84.

In hohem Grade wird die Gestaltung des Gastralsystems durch die Stockbildung beeinflusst, welche theils durch Concrescenz freier Personen, theils durch Sprossung auftritt. Die Verbindung ruft dann je nach dem Grade ihrer Ausbildung entweder eine blosse Communication der für die einzelnen Personen selbständig bleibenden Magenhöhlen hervor (Fig. 29), oder führt zu einer völligen Verschmelzung jener Cavitäten, wobei auch die Mundöffnungen Reductionen erleiden oder sogar auf eine einzige sich rückbilden, die gleichfalls schwinden kann.

Aus der Stockbildung entspringt ferner ein besonderes, durch die zwischen den nicht verbundenen Stellen der Personen, oder den anastomosirenden Aesten des Körpers bestehenbleibenden Lücken gebildetes System von Hohlräumen (Intercanalsystem), welches wie jenes oben für die Syconen erwähnte n u r vom Ectoderm begrenzt wird, und dadurch sich vom Gastralsystem wesentlich unterscheidet. Er zeichnet sich durch bedeutende Unregelmässigkeiten seiner Anordnung aus, und bildet auch weitere Räume, die sogar eine Magenhöhle mit Mundöffnung vortäuschen.

Aus allen diesen Einrichtungen ergibt sich für die Spongien mit dem W a n d e l d e r F o r m e n auch ein bedeutsamer W e c h s e l d e r F u n c t i o n e n der einzelnen Theile. Die physiologische Leistung der verdauenden Cavität vertheilt sich nicht nur auf die von letzterer aus entstandenen secundären Nebencanäle, sondern tritt auch auf diese ganz über, oder beschränkt sich sogar nur auf einzelne Strecken derselben, wobei dann die ersteren functionell auf eine tiefere Stufe her-

absinken. Auf der anderen Seite kommt mit dieser Aenderung den ursprünglich untergeordneten Abschnitten des Canalsystems eine Hauptrolle zu, und selbst die primitiven Oberflächen des Spongienleibes gelangen, zur Begrenzung des Intercanalsystems verwendet, zu einer höheren Bedeutung. Alles lehrt deutlich, wie die Organisation der Spongien nicht nur im grössten Flusse sich befindet, sondern auch wie zu ihrem Verständniss die schärfste Sonderung des physiologischen und morphologischen Werthes der Organe unerlässlich nothwendig ist.

§ 85.

In der ersten Anlage kommt die Bildung der Darmhöhle der Acalephen mit jener der Spongien überein, aber im ausgebildeten Zustande ergeben sich besonders durch die grössere Regelmässigkeit der Anordnung des aus einem einfachen Hohlraume differenzirten Apparates für die Acalephen bedeutende Eigenthümlichkeiten. Die meist durch Ausbildung accessorischer Theile in ihrer Umgebung ausgedehnte Mundöffnung führt in die verdauende Cavität, und dient auch als Auswurfsöffnung der unverdauten Stoffe. Der Hauptraum bleibt nur selten für sich, sondern wächst in Nebenräume aus, die als Taschen oder Canäle sich verhalten, und in der Regel auch eine functionelle Differenzirung ausdrücken, indem die in ihnen enthaltene Chymus-Flüssigkeit durch sie im Körper der Person wie auch des Stockes zur Vertheilung gelangt. Diese »Nebenräume« der verdauenden Cavität, mit letzterer zusammen wieder ein Gastralsystem oder ein »Gastrovascularsystem« bildend, versehen damit die Function eines circulatorischen Apparates, ohne dass sie morphologisch etwas anderes sind als Differenzirungen einer primitiven Darmhöhle. In ihnen das anatomische Aequivalent einer Leibeshöhle zu sehen, beruht auf einem gänzlichen Verkennen des thatsächlichen Befundes.

§ 86.

Die einfachste Form des Gastrovascularsystems findet sich bei den Hydroïden. Bei Hydra stellt es einen die Längsaxe des Körpers durchziehenden Raum vor, der mit einer Mundöffnung in Mitte des Tentakelkranzes beginnt, und von dem darauffolgenden sehr erweiterungsfähigen Abschnitte, dem Magen, verengert in den dünneren Körpertheil sich fortsetzt. Auch in die Tentakel erstreckt sich jener Raum. Bei den coloniebildenden Hydroïdpolypen verläuft der vom Magen ausgehende Canal durch den ganzen Stock, und lässt das Gastrovascularsystem allen Personen gemeinsam erscheinen. An den Stöcken der Siphonophoren sind nur einzelne Personen zur Aufnahme von Nahrung eingerichtet. Sie entsprechen in ihrem Baue den Magenröhren von Medusen, und stellen sehr erweiterungsfähige Schläuche vor, die

in ihrem Grunde mit dem gemeinschaftlichen Hohlraumsystem des Stockes zusammenhängen. Wir haben uns also hier vorzustellen, dass diese Kategorie von Individuen die dem Medusenkörper zukommenden Einrichtungen bis auf den Magen verloren hat (vergl. § 71). Zahlreiche Verschiedenheiten bietet das Gastralsystem der Medusen (sowohl der Hydromedusen wie der Discophoren). Es nimmt stets die Concavität der Gallertscheibe ein, und besteht aus einem in Mitte dieser Fläche befindlichen Magen und den davon ausgehenden Hohlräumen. Der erstere liegt entweder unmittelbar an jener Fläche, oder er sitzt auf einem besonderen von dort vorspringenden oft beträchtlichen Stiele. Dieses freie Vorragen eines sonst im Innern des Körpers geborgenen Organs erklärt sich aus der Differenzirung des Magens der Hydromedusen aus dem vordersten Körpertheile der Hydroïdpolypen, so dass er einen ganzen Leibesabschnitt repräsentirt. Die Mundöffnung ist meist von tentakelartigen Gebilden oder zipfelförmigen Verlängerungen der Magenwand umfasst, seltener führt sie zunächst in einen oesophagusartigen engeren Abschnitt. Bei den meisten Hydromedusen ist der Magen von dem hinter ihm liegenden Raume durch einen in seinem Grunde vorspringenden Wulst geschieden, durch dessen Contraction der Magenraum von dem übrigen Gastrovascularsystem abgeschlossen werden kann. In der Gestalt und Ausdehnung des Magens besteht grosse Verschiedenheit. Weit über den Rand des glockenförmigen Schirmes vorragend erscheint er bei den Sarsiaden. Vom Grunde des Magens oder von dem hinter diesem liegenden Raume entspringen die in der Subumbrella sich verbreitenden Hohlräume entweder als engere Canäle oder als weite taschenförmige Ausbuchtungen. Die engeren Canäle treten in radiärem Verlaufe (s. Fig. 31. 32) zum Schirmrande, entweder einfach oder unter regelmässigen Ramificationen, und münden dort in einen Ringcanal, der bei manchen auch in die Randtentakel Fortsätze abschickt. Auf ihrem Wege zum Rande können die Radiärcanäle Ausbuchtungen darbieten, die mit dem Geschlechtsapparate in functioneller Verbindung stehen (s. § 91). Bei den Aeginiden wie bei den Discophoren geht die Magenhöhle unmittelbar in die radiären Erweiterungen über, welch' letztere von einfacheren Canälen sich ableiten. Zuweilen wechseln sogar engere Canäle mit weiteren Räumen ab. Die Canäle sind verästelt (Fig. 32. *gv*) oder bilden, wie bei den Rhizostomiden, ein peripherisches Netzwerk. Wie die Gallertsubstanz des Schirmes bei den Discophoren auch auf die Magenwand

Fig. 31.

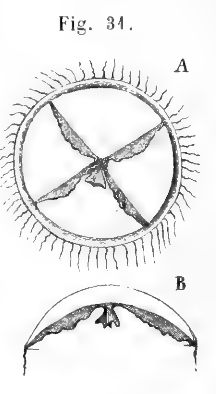
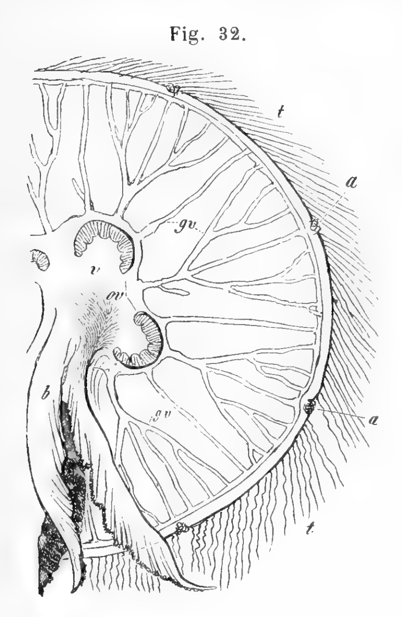


Fig. 31. Eine Thaumantias *A* von der Unterfläche, *B* auf dem Durchschnitte gesehen. In der Mitte des Körpers befindet sich der Magen, von dem die Radiärcanäle zum Ringcanale ausstrahlen.

sich fortsetzt, ist der Magen vom übrigen Gastrovascularsystem nicht sehr scharf geschieden. Seine Wandung setzt sich immer in armartige, in der Regel in gefaltete Membranen auslaufende Anhänge fort (Mundarme), welche die Mundöffnung zwischen sich fassen. Theilungen dieser Mundarme bedingen fernere Modificationen, die bis zu reich verzweigten Anhangsgebilden führen. Dieser Gestaltung entsprechend leiten dann zahlreiche allmählich sich vereinigende Rinnen zum Munde hin. Bei den Rhizostomiden bleibt der Mund nur in einer frühen Periode offen, und verschliesst sich dann unter allmählichem Verwachsen der ihn begrenzenden »Arme«, an denen die Rinnen verzweigte Canäle bilden, die an den Enden der Armverästelungen mit vielen feinen Oeffnungen münden. (Polystomie.)

Fig. 32.



Bei den Lucernarien stehen die Formzustände des Gastrovascularapparates denen der Medusen sehr nahe. Ein von der concaven Fläche des Schirmes vorragendes, in vier Ecken ausgezogenes Magenrohr führt in einen weiten, in vier radiale Taschen fortgesetzten Raum, der in vier in den Stiel eindringende Canäle sich verlängern kann. Die vier Taschen entsprechen erweiterten Radialcanälen der Medusen, und sind, wie dort, am Rande des Schirmes durch einen Ringcanal repräsentirende Oeffnungen unter einander in Verbindung. Dieses Verhalten ist bei anderen dahin modificirt, dass der Magen sich röhrenförmig in den Körper fortsetzt, und an seinem bis in den Stiel ragenden Ende in den Anfang der gegen den Scheibenrand erweiterten Radialcanäle übergeht.

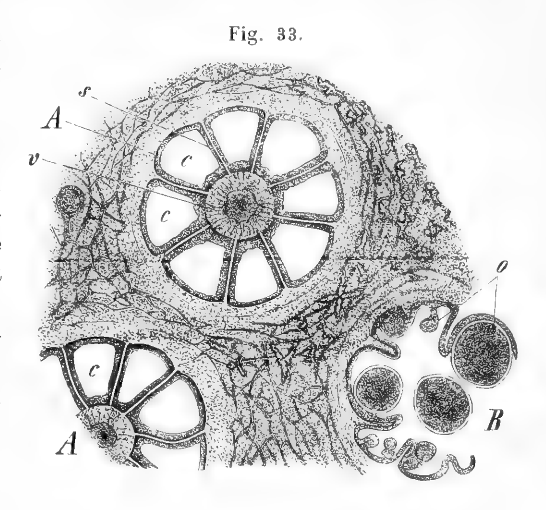
§ 87.

Der Magen der Anthozoën erstreckt sich von der Mitte der tentakeltragenden Körperfläche in den Körper, um dort in einen Raum sich zu öffnen, von welchem aus Canäle seitlich am Magen emporlaufen, um in die Hohlräume der Tentakel überzugehen. Durch

Fig. 32. Aurelia aurita, zur Hälfte von der Unterseite gesehen. *a* Randkörper. *t* Randtentakel. *b* Mundarme. *v* Magenhöhle. *gv* Canäle des Gastrovascularsystems, die sich gegen den Rand hin verzweigen und in einen Ringcanal zusammenfliessen. *ov* Ovarien.

die Weite dieser mit dem Magen (Fig. 33. *v*) zusammenhängenden Canäle erscheint das Zwischengewebe in Form von Scheidewänden (*s*), die in radiärer Anordnung von der Körperwand zur Wand des Magens verlaufen. Die Canäle treten dadurch als um den Magen gelagerte Kammern (*c*) auf, die hinter dem Magen in einen gemeinsamen Centralraum (*B*) zusammenfliessen u. durch diesen mit dem Magengrunde communiciren. Die Zahl dieser Kammern ist bei den Octactinien acht, bei den übrigen Anthozoën ist sie verschieden, richtet sich aber nach demselben Zahlengesetze, welches auch in anderen Organisationsverhältnissen, wie z. B. in der Tentakelzahl sich ausspricht. Die Septa des Gastrovascularapparates setzen sich gewöhnlich noch eine Strecke weit hinter dem Magen an der Körperwand entlang fort, um als bandförmige Streifen oder Wülste, im Grunde der Centralhöhle auszulaufen.

Fig. 33.



Bei den stockbildenden Anthozoën setzt sich die Centralhöhle jeder Person mit einem das Cönenchym durchziehenden Canalsystem (Fig. 33) in Verbindung, wodurch also alle Individuen unmittelbar unter sich zusammenhängen. Dieses Canalsystem bildet ein Netzwerk von weiteren und engeren Röhren zur Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit im Stocke. An den Stöcken der Octactinien findet an einer Stelle des gemeinsamen Stammes eine Vereinigung zahlreicher Canäle zu einem weiteren Raume statt, von dem eine Oeffnung nach aussen führt, die wahrscheinlich zur Regulirung der Zu- und Abfuhr des den Gastrovascularapparat durchströmenden Wassers dient (Pennatula, Renilla). Eine ähnliche Oeffnung ist auch bei Cereanthus beobachtet; sie entspricht dem Porus der Hydren, wie dort am aboralen Körperende gelagert, und in den hinter dem Magen gelegenen Raum führend; es darf wohl ausdrücklich bemerkt werden, dass man diesen Porus keineswegs als After anzusehen hat.

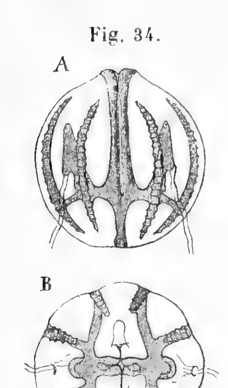
Fig. 33. Querschnitt durch einen Theil des Stockes von Alcyonium, wobei zwei Individuen *A A* nahe unter ihrer Einsenkung in das Cönenchym ein drittes, *B* etwas tiefer durchschnitten wurde. *v* Magenwand. *c* Radialcanäle (Kammern der Leibeshöhle). *s* Septa. *o* Eier. Von dem von Canälen durchzogenen Cönenchym ist ein Theil mit den Kalkkörpern dargestellt.

Diese dem Gastrovascularsystem die Bedeutung eines Wassergefäss-systems verleihenden Einrichtungen sind bei manchen Anthozoën (Korallen) in Form von feinen, über die Oberfläche der Stöcke zerstreuten Poren vorhanden, die nur im Momente ihrer Function — beim Auslassen von Wasser — erkennbar sind. Aehnliche Oeffnungen finden sich auch an den Tentakelspitzen mancher Actinien etc. Alle diese Einrichtungen erinnern an die Dermalporen der Schwämme.

Bei manchen Pennatuliden erscheinen einzelne Personen eines Stockes in minderer Ausbildung, und dürften die Function der Nahrungsaufnahme verloren haben.

§ 88.

Bei den Ctenophoren weicht das ernährende Hohlraumsystem nur in Einzelheiten ab. Eine bei den Beroïden sehr weite, bei den übrigen engere Magenhöhle senkt sich in den Körper in der Richtung von dessen Längsaxe ein und geht mit einer durch Musculatur verschliessbaren Oeffnung in einen als »Trichter« bezeichneten Raum über, von dem aus das Canalsystem im Körper sich verzweigt (s. Fig. 34). Vom Trichter entspringen radiäre, zu den die Wimperreihen tragenden »Rippen« verlaufende Canäle. Am Mundende der Beroïden und Callianiriden senken sich diese Radialcanäle in einen Ringcanal ein. Dieser nimmt auch bei den letzteren zwei an den Seiten der Magenwand herabverlaufende Canäle auf, die gleichfalls aus dem Trichter entspringen. Bei den Cydippiden sind diese von ansehnlicher Weite und geben den Anschein eines den Magen umgebenden gemeinsamen Raumes. Endlich gehen vom Trichter noch zwei kürzere Canäle ab, die mit verschliessbaren Oeffnungen zur Seite der »Polfelder« (vergl. S. 108) ausmünden. Sie vermitteln eine zweite Communication des Gastralsystems mit dem umgebenden Wasser.



Von dieser Anordnung des Gastralsystems bilden sich einzelne von der Körperform beherrschte Modificationen. Auch Verzweigungen einzelner Canalgruppen finden sich. So bilden die Radialcanäle seitliche bei Beroïden verästelte Ausbuchtungen, indess sie bei den anderen in beschränkterem Vorkommen mit dem Geschlechtsapparate in Verbindung stehen.

Fig. 34. Ansicht des Gastrovascularapparates einer Cydippe. *A* Von der Seite, die Mundöffnung nach oben gewendet. *B* Vom Mundpole aus.

§ 89.

Einigen Abtheilungen der Acalephen kommen fadenförmige, in die Centralhöhle des Gastrovasculara͏pparates einragende Gebilde zu, die als Mesenterialfilamente bezeichnet werden. Sie finden sich bei den Lucernarien, Anthozoën und Discophoren; in den beiden ersten Gruppen sitzen sie längs der vom Magenrohre aus in die Wand der Centralhöhle sich fortsetzenden freien Ränder der Septa. Bei den Discophoren bilden sie an der Wand der Centralhöhle sitzende Büschel. Sie zeigen wurmartige Bewegungen und sind besonders bei den Actinien reich mit Nesselkapseln versehen. Ueber die Function dieser sehr frühzeitig differenzirten Organe liegen keine Thatsachen vor.

Obwohl drüsige Anhangsgebilde der verdauenden Cavität bei den Cölenteraten nicht differenzirt zu sein scheinen, so besteht doch eine hieher zu rechnende Einrichtung, welche als Andeutung eines secernirenden Apparates — vielleicht der Leber anderer Thiere analog — angesehen werden darf. Es ist das die bei vielen Cölenteraten vorhandene, durch verschiedene Färbung ausgezeichnete Epithelauskleidung des Magens. Die pigmentirten Zellen sitzen in Längsreihen, meist auf den vorspringenden Faltungen der Magenwand bei Anthozoën, auch bei Hydromedusen, und hier sogar in der Polypenform (z. B. bei Tubularien) ausgeprägt, bilden sie deutliche wulstartige Längsreihen im Grunde der verdauenden Cavität der Ernährungsindividuen der Siphonophoren. Von besonderer Differenzirung erscheint ein wohl dem einzigen grossen Magen der Velellen zugehöriges Netz von »Lebercanälen«, welches an der Unterfläche der Scheibe sich findet.

Geschlechtsorgane.

§ 90.

Die geschlechtliche Differenzirung ist unter den Cölenteraten noch nicht der ausschliessliche Factor der Fortpflanzung, da vielfache Formen einer ungeschlechtlichen Vermehrung (s. oben § 68 – 73) bestehen. Die Bildung von Geschlechtsproducten ist allgemein nachgewiesen, knüpft sich aber noch nicht durchgehend an discrete Organe, sondern erscheint als eine erst allmählich sich localisirende Function. Im Allgemeinen ist das Entoderm die Bildungsstätte der Zeugungstoffe. Wenn in manchen Fällen diese Beziehungen noch nicht sicher gestellt sind, in andern wieder das Ectoderm jene Oertlichkeit abzugeben scheint, so ist hiebei die mit der geschlechtlichen Fortpflanzung sich interferirende ungeschlechtliche Vermehrung mit ihren mannichfachen, oft schwer verständlichen Erscheinungen als modificirender Factor mit

in Betracht zu nehmen, und die klarliegenden Fälle werden bei der Beurtheilung des Ganzen den unsicheren vorzuziehen sein.

Am einfachsten verhalten sich die Spongien. Die vom Entoderm ausgekleideten Theile des Gastralsystems, also in gewissen Fällen nur die Wimperkammern, liefern die Geschlechtsproducte. Einzelne Zellen der Entodermschichte werden unter Verlust der Geissel bedeutend grösser und rücken damit unter jene Schichte, oder sogar in das benachbarte Ectoderm hinein. Es sind die Eizellen, welche in Uebereinstimmung mit den Befunden anderer Formbestandtheile des Schwamm-Organismus amoeboïde Bewegungserscheinungen äussern. Die Elemente des Sperma entstehen gleichfalls als Differenzirungen von Entoderm-Zellen und erscheinen zwischen den Letztern als Häufchen kleinerer, gleich den andern mit einem geisselförmigen Anhang ausgestatteter Zellen. Beiderlei Elemente entfernen sich somit in sehr geringem Grade von den Formelementen des Entoderms und geben als Unterschiede fast nur Grösse-Differenzen zu erkennen.

§ 91.

Die Acalephen zeigen die Bildungstätte der Geschlechtsstoffe meist in der Wandung der verdauenden Cavität oder den davon differenzirten Hohlräumen. Wie eine Ausnahme erscheint das Verhalten von Hydra, bei der die Geschlechtsproducte in äusseren knospenartigen Bildungen, Sonderungen des Ectoderms entstehen. In wiefern hier eine Rückbildung des bei den andern Hydroïden bestehenden Befundes, nämlich einer Betheiligung des Entoderms, vorliegt, muss dahin gestellt bleiben. Sehr allgemein erscheint unter den Hydromedusen eine Trennung der Geschlechter auf verschiedene Personen nicht nur, sondern auch auf verschiedene Stöcke, und nur bei den Siphonophoren sind hermaphroditische Stöcke die Regel.

Die Geschlechtsproducte verursachen an den Körpertheilen an denen sie sich bilden mehr oder minder bedeutende Anschwellungen, die aber nur zur Zeit der Production jener Stoffe bestehen und somit als temporäre Organe betrachtet werden können. In den Formverhältnissen der die Geschlechtsproducte bergenden Theile ergeben sich beträchtliche, aber durch zahlreiche Uebergänge verbundene Eigenthümlichkeiten. Bei den freiwerdende Medusen erzeugenden Hydroïdenstöcken (vergl. § 70) erscheinen die ersteren als die Träger der Geschlechtsorgane; die Medusen stellen die Geschlechtsthiere der betreffenden Hydroïdpolypen vor, und bringen entweder an der Magenwand oder an den Radialcanälen, oder endlich auch am Ringcanale Samen oder Eier hervor. Bei einigen erfolgt diese Production erst lange Zeit nach der Ablösung vom Hydroïdenstocke, bei anderen tritt sie früher auf, und daran reihen sich endlich solche, bei denen die Bildung von Zeu-

gungsstoffen noch während des Festsitzens am Hydroïdenstocke statt hat. Hieran reihen sich dann jene Zustände, wo es gar nicht mehr zur Ablösung der Meduse kommt, die dann zugleich nicht mehr vollständig sich ausbildet. Alle bei der freien selbständigen Lebensweise in Function stehenden Organe, Mund, Magenhöhle, Tentakel, Schwimmglocke etc. erscheinen in Stadien der Verkümmerung. Es sind medusoïde Knospen, in denen die Geschlechtsproducte entstehen. Bei Anderen ging die medusoïde Gestalt gänzlich verloren und dann erscheinen am Hydroïdenstocke einfachere Gebilde als Geschlechtskapseln, in welche höchstens noch ein Gastrovascularfortsatz einragt. Diese Geschlechtsgemmen entstehen wie die medusoïden Formen und die Medusen selbst, bald am gemeinsamen Stocke, bald am Polypenkörper, oft nur an bestimmten Stellen des letztern, wie z. B. bei den Tubularien zwischen äusserem und innerem Tentakelkranze. In den Fällen der Rückbildung der proliferirenden Polypen werden die Geschlechtsknospen immer von denselben Gehäusen umschlossen, wie sie für die Polypen selbst bestehen. So lässt sich die Erscheinung der Sprossung von Medusen bis zu einer Stufe zurückverfolgen, auf welche der Spross wie ein blosses Generationsorgan des Hydroïdenstockes erscheint. An diese letzten Stufen der Rückbildung reiht sich wohl das Verhalten von Hydra an, bei der der Zusammenhang der Differenzirung der Geschlechtsproducte aus der Wandung des Gastrovascularsystems, d. h. aus dem Entoderm, verloren ging.

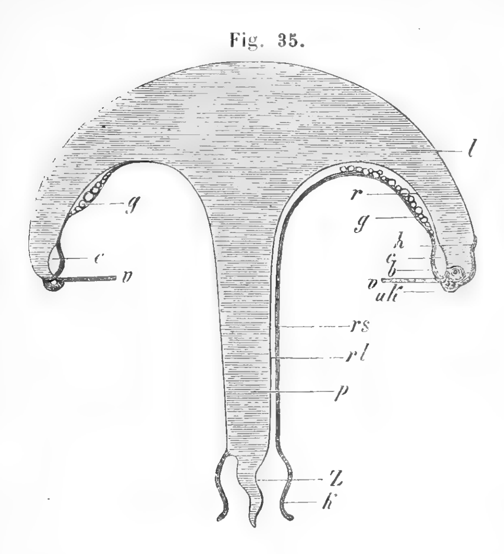
Aehnlich den Hydroïdpolypen verhalten sich die Siphonophoren, bei denen die Bildung von geschlechtlich entwickelten Thieren nach dem Medusentypus mit dem gleichartigen Bestehen anderer medusiformen Personen die als Generationswechsel bezeichnete Erscheinung bei den Hydroïden als eine Arbeitstheilung erklären hilft. Bei einem Theile der Siphonophoren bilden sich die Geschlechtsthiere zu freiwerdenden Medusen aus, in deren Magenwand die Keimproducte entstehen (Velella — Chrysomitra). Die meisten übrigen besitzen nur medusiforme Gemmen in den verschiedensten Stadien der Rückbildung (vergl. Fig. 22. *B. g. E.*). Der Magen der Meduse wird allmählich nur durch die Geschlechtsorgane repräsentirt und die Schwimmglocke verkümmert zu einer Umhüllung der Letzteren. So finden sie sich bald vereinzelt (Diphyïden), bald zu traubenartigen Büscheln gruppirt (Physophoriden) am Stamme des Stockes oder auch an bestimmten Personen desselben.

§ 92.

Wie bei den Medusen der Hydroïdpolypen und der Siphonophoren die Wand des Gastrovascularsystems die Bildungsstätte der Keimstoffe vorstellt, so trifft sich dasselbe auch bei jenen Medusen, die keine Beziehungen zu Hydroïden mehr besitzen. Meist sind es die Radiärcanäle (Aequoriden) oder die taschenförmigen Ausbuchtungen des Magens

(Aeginiden), an denen die Zeugungsstoffe entstehen. Bei grösserer Enge der Canäle bilden sie frei vorragende Ausbuchtungen, die, bedeutender entwickelt, sogar krausenartige Falten vorstellen. Blattförmige Ausbreitungen der Radialcanäle entstehen mit der Bildung der Zeugungsstoffe bei den Geryoniden. Bei allen gibt die untere, dem Schirme abgewendete Wand der Canäle die Keimstätte ab (Fig. 35. *g*). Die Entleerung der Keimstoffe erfolgt theils durch den Magen, theils erfolgt sie durch eine Ruptur des Gewebes.

Fig. 35.



Bei den Discophoren treten die Geschlechtsorgane immer in ganz gleichen Beziehungen auf und ihre Lagerungs- und Formverhältnisse sind viel weniger mannichfach. Sie bestehen aus vier oder acht halbmondförmig gebogenen und rosettenartig auf der Unterfläche des Schirmes angeordneten Krausen (s. oben Fig. 32. *ov*), welche aus Ausbuchtungen des Gastrovascularsystems hervorgehen. Sie liegen entweder in Vertiefungen der Unterfläche der Scheibe geborgen oder hängen, oft in vielfachen Faltungen, frei hervor.

Die Lucernarien zeigen die Geschlechtsorgane in Form von acht radiär gestellten Längswülsten an dem der Subumbrella der Medusen entsprechenden Körpertheile, von wo sie in die Taschen des Gastrovascularraumes Vorsprünge bilden. Sie repräsentiren dadurch eine Mittelform zwischen dem Verhalten der Hydromedusen und der Discophoren.

§ 93.

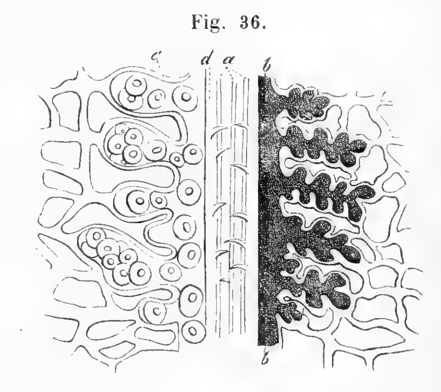
Die Geschlechtsorgane der Anthozoën sind in ziemlicher Uebereinstimmung im Zusammenhang mit dem Entoderm zu finden, so dass die Zeugungsstoffe durch den Magen nach aussen gelangen. Am häufigsten fungiren die Septa der Gastralräume, oder deren in den Cen-

Fig. 35. Schema eines radialen Verticalschnittes durch eine geschlechtsreife Geryonide (Carmarina hastata), rechts durch einen Radialcanal in seiner ganzen Länge, links durch den Seitenflügel eines Genitalblattes in einer interradialen Ebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringgefäss. *g* Geschlechtsproducte. *h* Mantelspange. *k* Magen. *l* Gallertmantel. *p* Magenstiel. *r* Radialcanal. *rl* innere, *rs* äussere Wand desselben. *uk* Knorpelring. *v* Velum. Z Zungenartiger Fortsatz des Magenstiels. (Nach E. Häckel.)

tralraum sich fortsetzende Leisten als solche Organe, wie ersteres bei den Actinien, letzteres bei Alcyonarien (Fig. 33. *B*), aber auch bei Hexactinien der Fall ist. Gewöhnlich sind auch hier die Geschlechter getrennt, doch sollen auch Zwitterbildungen vorkommen, wobei an der einen Fläche eines Septums männliche, an der andern weibliche Zeugungsproducte entstehen.

Der peripherische Abschnitt des Gastrovascularsystems repräsentirt bei den Ctenophoren die Keimstätte. Von den längs der Schwimmblättchenreihen verlaufenden Canälen entwickeln sich seitliche, blindsackartige Ausstülpungen in denen Samen oder Eier entstehen. Die eine Seite eines Radialcanals ist mit Eifollikeln, die andere mit Hodenläppchen besetzt; die Zwitterbildung wiederholt sich somit für jedes radiale Körpersegment. Das Canalsystem dient zur Ausleitung. Es ist also hier ein mit einem Theil der Anthozoën völlig übereinstimmendes Verhalten erkennbar, und indem man die zwischen zwei Radialcanälen gelegene Leibessubstanz einem Septum der Anthozoën vergleicht, findet man auch die Vertheilung der Keimstätten beiderlei Geschlechter unter denselben Beziehungen wie bei hermaphroditischen Anthozoën.

Fig. 36.



Die Eier der Cölenteraten entbehren der besonderen Hüllbildungen, und wie bei den Schwämmen erscheint auch noch bei den Eiern mancher Hydroïden (z. B. Hydra) ein Gestaltwechsel durch amoeboïde Bewegungen als Zeugniss der Indifferenz. Die aus einem Köpfchen mit beweglichem Anhange bestehenden Samenelemente sind bei den Acalephen bedeutend kleiner als die »Geisselzellen« der Spongien und scheinen auch mit dem Verlust des Kerns den Charakter als Zellen aufgegeben zu haben.

Fig. 36. Geschlechtsorgane von Beroe rufescens in ihrem Verhalten zu einer Strecke eines Radialcanals. *a* längs des Canals (*d*) verlaufende Streifen (Muskeln.) *b* Samenerzeugende Seite. *c* Ovarialseite mit Eiern. (Nach WILL.)

Dritter Abschnitt.

Würmer.

Allgemeine Uebersicht.

§ 94.

In der Abtheilung der Würmer vereinige ich eine grössere Anzahl unter sich nicht immer nahe verwandter Formen, welche den anderen grossen Abtheilungen nicht eingefügt werden können, ohne dort als völlige Fremdlinge zu erscheinen. Durch die Verbindungen, welche die Würmer, wenn auch entfernt, mit jenen anderen Abtheilungen aufweisen, erscheinen sie als eine Ausgangsgruppe. Neben grossen und reichen, durch engere Verwandtschaft verknüpften Formreihen, finden sich zahlreiche, oft nur auf eine einzige Gattung beschränkte, isolirt stehende Formen, die nur auf weite Entfernungen hin Anschlüsse erkennen lassen.

Im Allgemeinen besteht die eudipleure Grundform (bilaterale Symmetrie). Doch walten noch mancherlei niedere Formzustände, die von einer niederen inneren Organisation, wie sie sich z. B. durch den Mangel einer Leibeshöhle ausspricht, begleitet sind.

Die einzelnen Abtheilungen stelle ich in folgender Weise zusammen*).

I. Platyelminthes.
 Turbellaria.
  Rhabdocoela.
   Monocelis, *Vortex*, *Mesostomum*, *Prostomum*,
  Dendrocoela.
   Planaria, *Leptoplana*.
 Trematoda.
   Distoma, *Monostomum*, *Tristoma*, *Polystoma*, *Aspidogaster*, *Diplozoon*, *Gyrodactylus*.

---

*) Dass ich aus der in der Reihenfolge der grösseren als Classen geltenden Abtheilungen nicht zu vermeidenden Näherung einander sehr fremder Formen keinen Verwandtschaftsausdruck gefolgert wissen möchte, sei ausdrücklich bemerkt.

Cestoda*).
Caryophyllaeus, Ligula, Taenia, Tetrarhynchus, Bothryocephalus.
Nemertina (Rhynchocoela).
Borlasia, Polia, Nemertes.
II. Nemathelminthes.
Nematodes.
Strongylus, Ascaris.
Gordiacea.
Gordius, Mermis.
III. Chaetognathi**).
Sagitta.
IV. Acanthocephali.
Echinorhynchus.
V. Bryozoa***).
Phylactolaema.
Cristatella, Alcyonella, Lophopus, Plumetella.
Gymnolaema.
Crisia, Hornera, Alcyonidium, Flustra, Eschara, Cellepora.
VI. Rotatoria.
Melicerta, Floscularia, Brachionus, Hydatina, Notommata.
VII. Enteropneusti.
Balanoglossus.
VIII. Tunicata†).
Copelata.
Appendicularia.
Ascidiae.
Ascidia, Phallusia, Cynthia, Clavelina, Botryllus, Amarucium.
Luciae.
Pyrosoma.
Cyclomyaria.
Doliolum.
Thaliada.
Salpa.
IX. Onychophora.
Peripatus.
X. Gephyrea.
Sternaspis, Echiurus, Thalassema, Bonellia, Priapulus, Sipunculus.

---

*) Die Cestoden bilden mit den Trematoden eine nahverwandte, von den dendrocoelen Plattwürmern abgezweigte Gruppe, deren Formen durch Parasitismus zahlreiche Anpassungszustände erlangt haben. Eine selbständige Stellung verdienen sie nur desshalb, weil der Ablauf ihrer Ontogenie in einer von jener der Trematoden verschiedenen Weise sich complicirt hat.

**) Die Sagitten mit den Nemathelminthen zu vereinigen halte ich nicht für begründbar. Ebensowenig finde ich die Acanthocephalen den Nemathelminthen verwandt.

***) Eine den Bryozoën verwandte, aber nicht ihnen unterzuordnende Abtheilung repräsentirt die Gattung Pedicellina.

†) Die von Vielen noch angenommene Verwandtschaft der Tunicaten mit den Mollusken beruht nur in der weichen Beschaffenheit des Körpers! Die gesammte Organisation der Tunicaten unterscheidet sie gründlich von allen Abtheilungen der Mollusken.

XI. Annulata*).

Hirudinea.

Haemopis, Sanguisuga, Nephelis, Clepsine, Branchiobdella.

Annelides.

Oligochaeta.

Scoleina.

Lumbricus, Chaetogaster, Nais.

Haliscolecina.

Polyophthalmus, Capitella.

Chaetopoda.

Vagantia.

Siphonostoma, Arenicola, Glycera, Nephthys, Phyllodoce, Alciopa, Syllis, Nereis, Eunice, Amphinome, Aphrodite. Polynoe.

Tubicolae.

Amphitrite, Hermella, Terebella, Sabella, Serpula.

Literatur.

O. F. Müller, Von den Würmern des süssen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771. — Rudolphi, Entozoorum historia naturalis. 3 Bde. Amstelodami 1808—10. — v. Baer, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. N. A. Acad. Leop. Carol. XIII. 1826. — Dujardin, Histoire nat. des Helminthes. Paris 1845. — Van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. Paris 1861. — Leuckart, R., Die menschlichen Parasiten. Leipzig und Heidelberg. I. II. 1. 2. 1863—68. — Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863.

Ueber einzelne Classen: Plattwürmer: Dugès, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planaires. Ann. sc. nat. Sér. I. T. XV. Auch: Isis 1830. — Nordmann, A. v., Micrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Erstes Heft. Berlin 1832. — Quatrefages, A. de, Mémoire sur quelques Planariées marines. Ann. sc. nat. Ser. 3. T. IV. — Derselbe, sur la famille des Némertiens. ibidem. T. VI. — Schmidt, O., Die rhabdocölen Strudelwürmer. Jena 1848. — Derselbe, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. Jena 1848. — Derselbe, Ueber Rhabdocölen. Wiener Sitzungsbericht. Math. Naturw. Classe. Bd. IX. S. 23. — Derselbe, Ueber Dendrocölen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie X. XI. — Van Beneden, Les vers cestoïdes, Mémoires de l'Academie de Bruxelles. XXV. 1850. — Derselbe, Recherches sur la faune littorale de Belgique, Turbellariés ibid. XXII. 1860. — Leuckart, Mesostomum Ehrenbergii. Arch. für Nat. 1852. S. 234. — Schultze, M., Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswalde 1851. — Derselbe, Ueber die Microstomeen. Arch. f. Nat. 1849. S. 280. — Wagener, G., Die Entwickelung der Cestoden. N. A. L. C. T. XXIV. Supplement 1854. — Derselbe, Beiträge zur Entwickelungs-

*) Als Repräsentant einer besonderen Abtheilung, welche Nemertinen, Nematoden und Annulaten mit einander verknüpft, ist Polygordius (s. Schneider, Archiv für Anatom. u. Phys. 1868. S. 51) anzusehen. Bestimmter in die Unterclasse der Anneliden gehörig, aber hier ebenfalls eine eigene Unterordnung der Chaetopoden, die der Gymnocopa repräsentirend, reiht sich Tomopteris. — Ich führe ausser den Chätognathen, Enteropneusten und Onychophoren diese wenigen Beispiele von vielen Fällen an, um daran zu zeigen, wie unter den Würmern zahlreiche kleine, oft nur durch Eine Gattung oder sogar nur durch Eine Species vertretene Abtheilungen existiren, die auf eine sehr bedeutende Divergenz der Differenzirung hinweisen.

geschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857. — STIEDA, Beitr. z. Anat. v. Bothryocephalus. Arch. f. Anat. u. Phys. 1864. — SOMMER u. LANDOIS, Beitr. z. Anat. d. Plattwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872.

Nemathelminthen: CLOQUET, Anatomie des vers intestinaux. Paris 1824. — EBERTH, Untersuchungen über Nematoden. Leipzig 1863. — SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. — BASTIAN, Monograph on the auguillulidae. Transact. Linn. Soc. Vol. XXV. P. II. 1865. — GRENACHER, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Z. f. w. Z. XVIII. S. 322. — CLAUS, Ueber Leptodera appendiculata. Marburg und Leipzig 1869.

Chaetognathen: KROHN, Anatomisch-physiologische Beobachtungen über die Sagitta bipunctata. Hamburg (1844). — Derselbe, Nachträgliche Bemerkungen dazu. Arch. für Naturgesch. 1853. — WILMS, Observationes de Sagitta. Diss. Berol. 1846.

Bryozoën: VAN BENEDEN, Recherches sur l'anatomie, la physiologie et l'embryogenie des Bryozoaires. Mémoires de l'academie royale de Belgique. 1845 et suite. — Derselbe, Recherches sur les Bryozaires fluviatiles de Belgique. ibid. 1847. — Derselbe und DUMORTIER, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce. ibid. 1850. — ALLMAN, a monograph of the freshwater Polyzoa. London 1856. (R. S.) — H. NITSCHE, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der phylactolämen Süsswasserbryozoën. Arch. f. Anat. u. Phys. 1868. S. 465. Derselbe, Beiträge z. Kenntn. d. Bryozoën. Zeitschrift f. wiss. Zool. XX. und XXI.

Rotatoria: EHRENBERG, Die Infusionsthierchen etc. — LEYDIG, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Lacinularia socialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. III. S. 452. — Derselbe, Ueber Bau und systematische Stellung der Räderthiere. ibid. VI. S. 1. — HUXLEY, Quart. Journ. of microsc. Sc. 1852. — COHN, F., Zeitschr. f. w. Zool. VIII. S. 431. IX. S. 284. XII. S. 197.

Enteropneusten: KOWALEWSKY, Mémoires de l'Academie de St. Petersburg, Ser. 7. T. X. No. 3.

Tunicaten: ESCHRICHT, Videnskab. Selsk. Afhandl. IX. 1842. — Derselbe, Undersögelser over Salperne. Kjöbenhavn 1841. — SAVIGNY, Mémoire sur les animaux sans vertèbres. II. Paris 1816. — SCHALCK, de ascidiarum structura. Halae 1814. — MILNE-EDWARDS, Observations sur les ascidies composées. Paris 1841. — SARS, Fauna litoralis Norvegiae. I. — HUXLEY, Observations on the structure of Salpa and Pyrosoma. Philos. transact. 1851. — VAN BENEDEN, Mémoire sur l'embryogenie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. de l'academie royale de Belgique. T. XX. 1846. — C. VOGT, Recherches sur les animaux inferieures de la mediterranée. II. Mémoires de l'Institut de Genève. 1852. — KROHN, Ueber die Gattung Doliolum. Arch. Nat. 1852. — GEGENBAUR, Doliolum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854. — HERTWIG, O., Ueber Bau und Entw. des Tunicatenmantels. HERTWIG, R., Zur Kenntniss des Baues der Ascidien. Jenaische Zeitschr. VII. — FOL., H., Études sur les Appendiculaires. Genève 1872.

Gephyreen: GRUBE, Versuch einer Anatomie des Sipunculus nudus. Arch. f. A. u. Phys. 1837. S. 237. — KROHN, Ueber Thalassema. Arch. f. Anat. u. Phys. 1842. — QUATREFAGES, A. de, Mémoire sur l'Echiure. Ann. sc. nat. 3. Ser. T. VII. — MÜLLER, M., Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. Berolini 1852. — SCHMARDA, Zur Naturgeschichte der Adria. Wien. Denkschriften math. Naturw. Cl. Bd. 3. 1852. — LACAZE DUTHIERS, H., Recherches sur la Bonellia. Ann. sc. nat. 4. Sér. T. X.

Onychophoren: GRUBE, Ueber den Bau des Peripatus Edwardsii Arch. f.A. Ph. 1853.

Annulaten: MORREN, De lumbrici terrestris historia naturali, nec non anatomia. Bruxelles 1829. — AUDOUIN et MILNE-EDWARDS, Classification des Annelides et description des celles qui habitent les côtes de la France. Ann. sc. nat. T. XXVII—XXX. 1832—33. — MILNE-EDWARDS' Artikel: Annelides

in Todd's Cyclopaedia. I. 1835. — GRUBE, De Pleione carunculata. Regiomonti 1837. — Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg 1838. — Derselbe, Die Familien der Anneliden. Arch. für Naturgesch. 1850. — QUATREFAGES, Études sur les types inférieures de l'embranchement des annélés. Ann. sc. nat. Sér. 3. Tomes X. XII. XIII. XIV. XVIII. 1828—52. (Die Resultate sind in »Histoire nat. des Annelés« desselben Autors wiedergegeben.) — LEYDIG, Zur Anatomie von Piscicola geometrica. Zeitschr. für Zoologie. I. — Derselbe, Ueber Phreoryctes Menkeanus. Archiv f. microscopische Anatomie. I. — BUCHHOLZ, Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus. Königsberger Physikal.-Oekonomische Schriften. III. 1862. — CLAPARÈDE, Recherches anatomiques sur les Annélides etc. Genève 1861. — Derselbe, Recherches anatomiques sur les Oligochétes. Genève 1862. — Derselbe, Glanures zootomiques parmi les Annélides. Genève 1864. — Derselbe, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868. Supplement 1870. — Derselbe, Histolog. Untersuchungen über d. Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIX.

Körperform.

§ 95.

Die bei dem grössten Theile der Cölenteraten bestehende Anlage der Körperform in der Richtung einer Hauptaxe und zweier oder mehrerer gleichartiger Nebenaxen ist bei den Würmern durch andere Verhältnisse vertreten. Die auf die Hauptaxe des Körpers senkrecht gestellten Nebenaxen sind ungleichwerthig geworden, indem eine Strecke der Körperoberfläche als Bauchfläche fungirt. Dieser stellt sich somit eine Rückenfläche entgegen, und die beide Flächen verbindende Nebenaxe erscheint von anderem Werthe als die andere Nebenaxe, welche zwischen beiden Seiten des Körpers gedacht wird. Es besteht also eine Differenzirung der Nebenaxen, und zwar als Ausfluss einer Anpassung an ein neues Verhalten des Körpers zur Aussenwelt. Höchst wahrscheinlich bildet eine Aenderung der Ortsbewegung das bedingende Moment zu jener Differenzirung, und zwar speciell die Locomotion auf dem Boden im Gegensatze zur schwimmenden Bewegung (§ 29). Mit dieser Differenzirung zerfällt der Körper in zwei Antimeren. Obgleich in einzelnen Zuständen, z. B. bei der Scolexform vieler Cestoden jene Sonderung der Nebenaxen nicht ausgesprochen ist, und daraus ein an die Cölenteraten anschliessendes Verhalten gefolgert werden könnte, so stehe ich doch nicht an jenen Zustand als einen in der Abtheilung der Cestoden erworbenen anzusehen, da die Cestoden erst von solchen Formen sich ableiten lassen, die bereits wie die übrigen Plattwürmer die eudipleure Grundform besassen. Jene in gleichmässiger Ausbildung der Nebenaxen beruhende Modification erklärt sich zugleich aus dem Aufgeben der Locomotion und der Festheftung des Körpers mit einer einem Pole der Hauptaxe entsprechenden Stelle des Leibes.

Das Auftreten einer ventralen Fläche verbindet sich mit der Differenzirung der beiden Pole der Hauptaxe. Indem der dem einen bei der Locomotion vorwärts gerichteten Pole entsprechende Körpertheil

unter anderen äusseren Einwirkungen stehend sich in anderer Weise gestaltet als der entgegengesetzte, wird ein Vorderende des Körpers von einem hinteren unterscheidbar. Ersteres gestaltet sich mit der Ausbildung von mancherlei Organen zum Kopfe, einem hier zum erstenmale unterscheidbaren Körperabschnitte. Es verdient betont zu werden, dass es wesentlich die constant nach einer Richtung hin stattfindende Ortsbewegung sein wird, welche die Ausbildung jenes Kopftheiles bedingt, sowie jene Richtung wieder durch die Lage der Mundöffnung beherrscht wird. An diesem vordersten Körpertheile sind es vorwiegend Sinnesorgane oder solche tragende Fortsätze des Leibes, welche eine allmähliche Weiterbildung eingehend zur ferneren Differenzirung dieses Abschnittes führen.

Der Kopf bezeichnet den oralen Pol der Hauptaxe, da an ihm die in der Regel etwas ventralwärts gerückte Mundöffnung liegt. Am meisten trifft sich die Entfernung der Mundöffnung am Kopfe bei den Plattwürmern, wo sie bei den Turbellarien sogar weit auf die Bauchfläche rücken kann. Das dem oralen Pole entgegengesetzte (aborale) Körperende ist Träger der Afteröffnung, die, wo sie besteht, in vorwiegend dorsaler Lagerung sich findet.

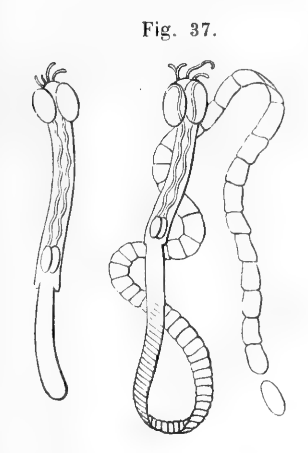
Bedeutende Modificationen erleidet die Körperform bei den festsitzenden Formen. Hier zeigt sich auch die Gehäusebildung von Einfluss, wie bei den Bryozoën. Weitere Umgestaltungen bieten die Tunicaten, deren niederste Zustände (Appendicularia) durch den Besitz eines ventral angefügten Ruderschwanzes von der einfacheren Körperform der übrigen Würmer sich bedeutender entfernen. Diese Divergenz spricht sich ebenso bei den Ascidien aus, und verläuft, durch Modificationen der Athemhöhle bestimmt, von den Cyclomyariern zu den Salpen. (S. unten Darmcanal).

§ 96.

Eine andere innerhalb der Würmer zuerst auftretende Erscheinung betrifft die Gliederung des Körpers. Schon bei den Rotatorien ist der hintere Leibesabschnitt in Anpassung an die Bewegung in eine Anzahl von Segmenten zerfällt. Darin ist die erste Spur eines in den höhern Abtheilungen bedeutungsvollen Zustandes zu erkennen. Bei den Cestoden trifft sich dieser weiter gebildet. Mit einem Wachsthum des Körpers in der Richtung der Hauptaxe äussert sich eine Differenzirung. Vorder- und Hintertheil des Leibes umschliessen nicht mehr die gleichen Organe. So enthält der hintere Leibesabschnitt der Caryophyllaeen ausschliesslich die Geschlechtsorgane. Bei Ligula ist dieser hintere Leibesabschnitt mit mehrfach sich wiederholenden Geschlechtsapparaten bedeutender entwickelt. Bei den Tänien differenziren sich solche Geschlechtsapparate am hintern Körperende in einer reicheren Folge und jeder bezügliche Abschnitt bildet sich, auch äusserlich allmählich abgegrenzt, zu einem Gliedstücke aus, das sich zu den übrigen als Metamer verhält (Fig. 37). So entsteht die

Bandwurmkette, deren letzte Metameren (die sogenannten Proglottiden) je nach dem Grade ihrer Ausbildung sich ablösen, um als bald mehr bald minder selbständige Individuen zu erscheinen (Fig. 37). Dieser Vorgang stellt sich somit als ein Sprossungsprocess dar, sein Product ist die Bandwurmkette, jedes einzelne Glied derselben erscheint als ein Metamer mit Bezug auf den Gesammtorganismus der Kette, ist aber als Person zu beurtheilen, da es zu selbständiger Existenz befähigt ist, deren Beschränkung sich aus der an Parasitismus angepassten Lebensform erklärt.

Fig. 37.



Während bei den Cestoden die Sprossung durch Ablösung der aus ihr hervorgehenden Metameren auf einen Vermehrungsprocess hinweist, so führt derselbe Vorgang bei den Annulaten zu einer Complication des Körpers. Aus der einheitlichen Larvenform entsteht ein gegliederter Organismus, indem der in der Richtung der Hauptaxe auswachsende Körper in eine Anzahl von Metameren sich sondert. Anstatt der bei den Cestoden stattfindenden Ablösung der Metameren besteht hier eine dauernde Verbindung derselben, die nur in einzelnen kleineren Abtheilungen (Sylliden, Naïden) durch einen neuen zur Trennung führenden epigonalen Sprossungsprocess gelöst wird. Wie an der Cestodenkette der vordere Körpertheil (Amme = Skolex) und das letzte Metamer (Proglottis) die zuerst differenzirten Theile der Kette sind, so erscheinen auch bei einem Ringelwurm das vorderste und das hinterste Metamer als die zuerst gesonderten, zwischen denen die übrigen allmählich entstehen. Bei vielen ist dieser Sprossungsprocess zusammengezogen (Hirudineen und andere Ringelwürmer) und die Sonderung aller Metameren geht gleichzeitig in der Anlage vor sich.

Die aus der Vergleichung mit der Cestodenkette verständliche Bedeutung der Metameren der Ringelwürmer äussert sich in der Organisation jener Theile, denen nicht blos ein Abschnitt des Darmcanals und des Gefässsystems, sondern auch je ein Ganglion des Nervensystems mit noch manchen anderen Organen gleichmässig zukommt. Nicht immer bleibt die metamere Organisation äusserlich und innerlich im Einklange. Aeusserlich ist sie bei den meisten Hirudineen verloren gegangen. Das was bei den Blutegeln als Leibesring bezeichnet wird, ist eine secundäre Faltung des Integumentes. Bei manchen Anneliden tritt dagegen der metamere Charakter der inneren Organisation zurück. Auch die Gephyreen lassen nur in wenigen Einrichtungen — äusserlich am meisten bei Sternas-

Fig. 37. 1. Bandwurm (Tetrarhynchus) in der ungeschlechtlichen Form (Amme). 2. Derselbe in gliederbildendem Zustande, wobei die letzten Glieder (Proglottiden) einzeln sich ablösen. (Nach Van Beneden.)

pis — eine Metamerenbildung erkennen, sie darf aber wohl wie bei den Onychophoren vorausgesetzt werden, wenn sie auch nicht so vollständig wie bei den Annulaten in der gesammten Organisation sich ausspricht.

§ 97.

Während die vorhin geschilderten Verhältnisse die grösseren Abtheilungen der Würmer beherrschen, kommt es innerhalb einzelner kleinerer Abtheilungen zu mannichfachen andern Modificationen, die besonders bei entoparasitischen Plattwürmern von Anpassungen an veränderte äussere Lebensbedingungen abzuleiten sind. Als die bedeutendste dieser Modificationen ist die »Blasenform« anzusehen, welche in den Entwickelungskreis der Cestoden eingeschaltet, und in phylogenetischer Beziehung ebenso sicher aus einem Eintritte des Organismus in ihm ursprünglich fremde, abnorme Verhältnisse abzuleiten ist (v. SIEBOLD), wie der gesammte Parasitismus auf solche erst secundär erlangte Zustände zurückführt. Diese phylogenetische Beziehung stellt sich also in ihrer Begründung auf ursprünglich abnorme, dem sich daran anpassenden Organismus jedoch zu normalen Lebensbedingungen werdende äussere Verhältnisse, nicht in einen exclusiven Gegensatz zum ontogenetischen Verhalten, welches die Blasenform als einen Befund des normalen Entwickelungskreises erwies (VAN BENEDEN), vielmehr drückt ersteres Verhältniss nur einen erworbenen Zustand aus, der in allmählicher, beim Fortbestande gleicher Bedingungen für gleichmässige Vererbung nach und nach zu einer gesetzmässigen Erscheinung sich gestaltete. Die einzelnen Formen knüpfen an die ersten Entwickelungszustände der Cestoden im Allgemeinen an. Der meist mit 3 Hakenpaaren ausgestattete Embryo zeigt in seinem Innern die Differenzirung eines Cestodenköpfchens (Fig. 38 *a*), welches nach vollendeter Ausbildung sich hervorstülpt, so dass die anfänglich äussere Umhüllung (Fig. 38 *b*) zu einem am Köpfchen sitzenden Körpertheile (Fig. 39) wird. Bei der Cysticercusform bildet sich der Embryo zu einer mit Fluidum gefüllten Blase um, an deren Wand das Köpfchen den eingestülpten Zustand repräsentirend gegen das Lumen der Blase

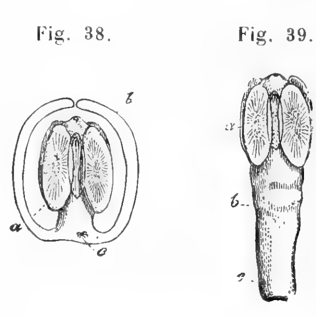


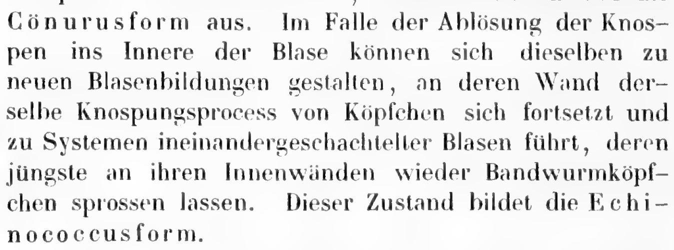
Fig. 38. Junge Taenie mit eingestülptem Kopfe. *a* Kopf. *b* Hülle. *c* die sechs an einer Stelle der letzteren zurückgebliebenen Embryonalhäkchen. (Nach v. SIEBOLD.)

Fig. 39. Dieselbe Taenie in hervorgestülptem Zustande. Bezeichnung wie in voriger Figur. (Nach v. SIEBOLD.)

hervorsprosst. Mit der Ausstülpung des Köpfchens bildet die Blase einen Endanhang des Körpers (Fig. 40).

Entsteht an der Blasenwand eine Mehrzahl von Knospen, an denen hervorstülpbare Köpfchen sich differenziren, so bildet sich daraus die Cönurusform aus. Im Falle der Ablösung der Knospen ins Innere der Blase können sich dieselben zu neuen Blasenbildungen gestalten, an deren Wand derselbe Knospungsprocess von Köpfchen sich fortsetzt und zu Systemen ineinandergeschachtelter Blasen führt, deren jüngste an ihren Innenwänden wieder Bandwurmköpfchen sprossen lassen. Dieser Zustand bildet die Echinococcusform.

Fig. 40.



Diese Sprossungsvorgänge, welche sich ungeachtet der Mannichfaltigkeit der Endproducte auf eine gemeinsame Grundform zurückführen lassen, stehen im Bereiche der Plattwürmer keineswegs unvermittelt da, indem bei nicht wenigen eine in manchen Puncten ähnliche ungeschlechtliche Vermehrung Platz greift. Am verbreitetsten ist sie unter den Trematoden, deren Embryo einen als »Keimschlauch« bekannten ungeschlechtlichen Zustand hervorgehen lässt. Das Körperparenchym dieser Keimschläuche differenzirt sich meist wieder zu gleichartigen Bildungen, in denen schliesslich die zur geschlechtsreifen Form sich ausbildenden, als »Cercarien« bekannten Larven entstehen. Die Verschiedenartigkeit der Formen der einzelnen Generationen scheint in den meisten Fällen durch Rückbildungen in Anpassung an die parasitische Lebensweise im Allgemeinen, wie im Speciellen an die Beziehungen zu verschiedenen Wirthen entstanden zu sein, sowie jene Lebensweise nicht minder die wieder als »Generationswechsel« bezeichnete, damit freilich in keiner Weise erklärte, Gesammterscheinung beherrscht.

§ 98.

Sprossungsvorgänge sind auch unter den Bryozoën verbreitet und führen zur Stockbildung. Die Sprossung geht wieder von der Leibeswand aus. Je nach dem der Spross lateral verbleibt und mit dem Mutterthier den Boden theilt, oder bei Streckung des Körpers terminal vom Boden sich abhebt, entstehen flächenhaft ausgebreitete oder in die Höhe wachsende, ramificirte Cormi. Am Rande der flächenhaft ausgebreiteten Stöcke bilden die jüngsten Sprossen häufig die Anlagen für mehrere Individuen (Personen), die nach und nach sich von einander sondern. Wie bei der Entwickelung aus dem Eie legt sich auch bei der Sprossbildung der vordere die Tentakelkrone tragende Körpertheil im Inneren des das »Gehäuse« um sich bildenden hintern Körperab-

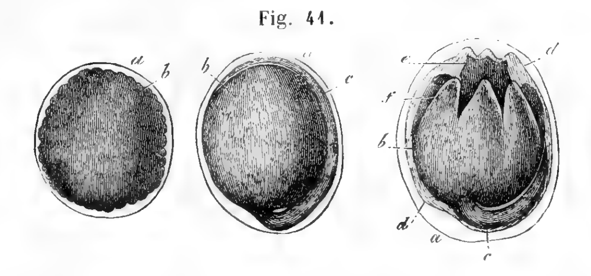
Fig. 40. Eine Finne (Cysticercus cellulosae) mit hervorgestülptem Kopfe (nat. Gr.). *a* Die mit Fluidum gefüllte Schwanzblase. *c* Der vordere Theil des Körpers. *d* Das Köpfchen. (Nach v. Siebold.)

schnittes an. Man hat darauf hin beide Abschnitte in sehr ungerechtfertigter Weise als »Individuen« darzustellen versucht. Nicht alle Personen eines Bryozoënstockes gelangen zu gleich hoher Ausbildung. Bei manchen entwickeln sich nur einzelne dem Gehäuse und der Muskulatur angehörige Theile, und daraus gehen die sogenannten Avicularien, vogelkopfartigen Organe, hervor, die für den Stock als Greiforgane fungiren. In einer ferneren Modification entstehen die Vibracularien, lange, Bewegungen vollführende pfriemenartige Gebilde. Endlich können sogar einzelne Personen nur zur Aufnahme von Eiern dienen, und sogenannte Brutkapseln vorstellen.

§ 99.

In grosser Mannichfaltigkeit erscheint die Sprossung bei den Tunicaten, wo sie gleichfalls Thierstöcke schafft, aber auch zur Entstehung discreter Individuen hinführt. Bei manchen Ascidien sondert sich die Embryonalanlage zu mehr als einer Person. So sprosst entweder eine zweite Person aus der erst angelegten (Didemnum) oder der Embryo sondert sich gleichmässig in eine Mehrzahl von Personen

Fig. 41.

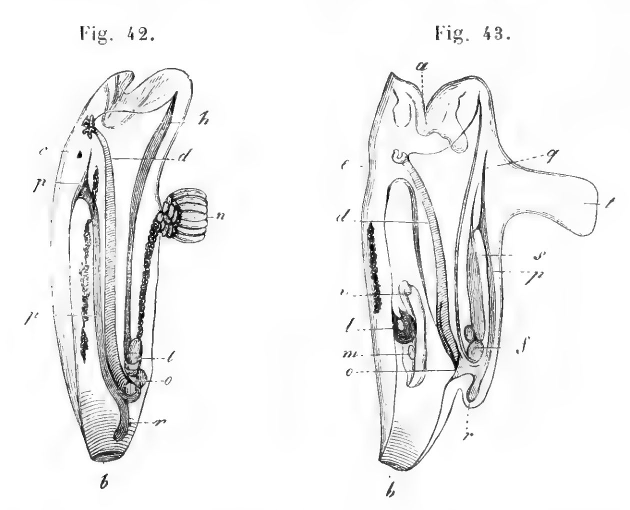


(vergl. Fig. 41), von denen jede mit einer Summe von Organen ausgestattet wird. Alle bleiben aber mit einem gemeinsamen Theile (der Cloake) unter einander verbunden. Von da bis zu dem zu getrennten Personen führenden Zustande kommen manche Uebergänge vor, zu denen auch die bei Pyrosoma bestehenden Verhältnisse zählen.

Am ausgebildeten Thiere kommt die Stockbildung durch proliferirende Fortsätze zu Stande, die, mit dem Gefässsysteme im Zusammenhang, bald an verschiedenen Stellen des Körpers entstehen, bald auf bestimmte Localitäten beschränkt sind. Die geselligen Ascidien (A. sociales) liefern Beispiele. Ein besonderes Organ ist bei den Cyclomyaria und den Salpen als Keimstock (Stolo prolifer) ausgebildet.

Fig. 41. Entwickelung von Botryllus. 1. Ei am Ende der Dottertheilung. *a* Hülle. *b* Dotter. 2. Aus der Embryonalanlage hat sich der Ruderschwanz *c* differenzirt. 3. Es sprossen einzelne Personen im Umfange der Embryonalanlage hervor um einen gemeinsamen Abschnitt (*c*) die Cloake. *d* Gemeinschaftliche Hülle. (Nach Kölliker.)

Bei Doliolum erscheint er als ein meist von der dorsalen Körperfläche nahe an der Auswurfsöffnung entspringender Fortsatz; bei den Salpen wie bei Pyrosoma entsteht er ventral, und bietet nur anfänglich übereinstimmende Momente dar, um, anstatt nach aussen vorzusprossen, auf verschiedene Weise sich innerhalb eines meist in der Nähe des Darmes gelegenen Hohlraumes zu lagern. Auch in seiner Beziehung zur Knospung verhält sich der Keimstock der Salpen verschieden von jenem bei Doliolum. Bei letzterem sprossen am Keimstocke reihenweise angeordnete, zuweilen sogar dimorphe Knospengenerationen, welche mit dem Keimstocke durch kurze Fortsätze im Zusammenhang stehen. Bei den Salpen entstehen gleichfalls am Keimstocke Sprossen, aber jede derselben umfasst mit ihrer Basis die Hälfte des



Umfangs des ersteren, so dass bei der Bildung von zwei Reihen solcher Sprossen, das Material des Keimstockes selbst in den Körper der letzteren übergeführt wird. Die Reife der kettenförmig unter einander verbundenen jungen Sprösslinge (Fig. 42 *n*) geht dem zufolge mit einer Auflösung des betreffenden Keimstockabschnittes einher.

Das Verhalten dieser Einrichtung führt wieder zu einem »Generationswechsel«, indem die mit solchen Keimstöcken ausgestatteten Formen stets geschlechtslos bleiben. Man könnte so den Keimstock als eine den Geschlechtsapparat auch anatomisch compensirende, vielleicht aus einem Eierstock hervorgegangene Einrichtung betrachten, jedoch ergibt

Fig. 42. Ungeschlechtliche Form von Salpa pinnata (solitäre Form). *n* Nach aussen tretende Embryonenkette.

Fig. 43. Geschlechtliche Form von Salpa pinnata (Kettenform). *t* Verbindungszapfen. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *c* Ganglion. *d* Kieme. *f* Herz. *h* Bauchfurche. *r* Leberschlauch. *v l m* Embryo mit Embryonalorganen. (Beide Figuren nach C. Vogt.)

sich in der That eine ganz andere Beurtheilung aus der Vergleichung, welche in den Keimstöcken proliferirende Ausläufer, ähnlich wie bei den Ascidiae sociales erkennen lässt. Ein solcher Ausläufer ist auf eine bestimmte Körperstelle localisirt, auf die ventrale Fläche des Körpers bei Pyrosoma und Salpa, auf die dorsale bei Doliolum. Bei Pyrosoma ist ein in den Mantel gerichteter Keimstock vorhanden, an dem je nur eine einzige Knospe sich bildet; daneben bestehen noch Geschlechtsorgane. Es kann also nicht daran gedacht werden, dass der Keimstock zum Geschlechtsapparat gehöre. Bei den Salpen und Doliolum bilden die Keimstöcke im Gegensatze zu Pyrosoma reiche Generationen von Knospen. Damit trifft aber der Mangel des als rückgebildet zu betrachtenden Geschlechtsapparats zusammen. Diese sexuelle Rückbildung ist aus der Entfaltung des Sprossungsprocesses am Keimstocke ableitbar. Bei den Salpen sind die Abkömmlinge der ungeschlechtlichen Generation stets geschlechtlich entwickelt, und so entsteht eine reine »alternatio generationis«, indess bei Doliolum die ungeschlechtliche Fortpflanzung erst nach mehrfachen keimstocktragenden Generationen erschöpft wird. Demnach nähert sich das Verhalten der Cyclomyarier mehr der ursprünglichen Ascidienknospung, sowohl durch den äusserlichen Keimstock, als durch die Art der Verbindung der Sprossen mit dem Keimstocke. Der innere Keimstock der Salpen dagegen entfernt sich von dem Ausgangspunkte ebenso durch seine Lagerung wie durch den Verbrauch des Keimstockmaterials durch die Sprossen.

Gliedmaassen.

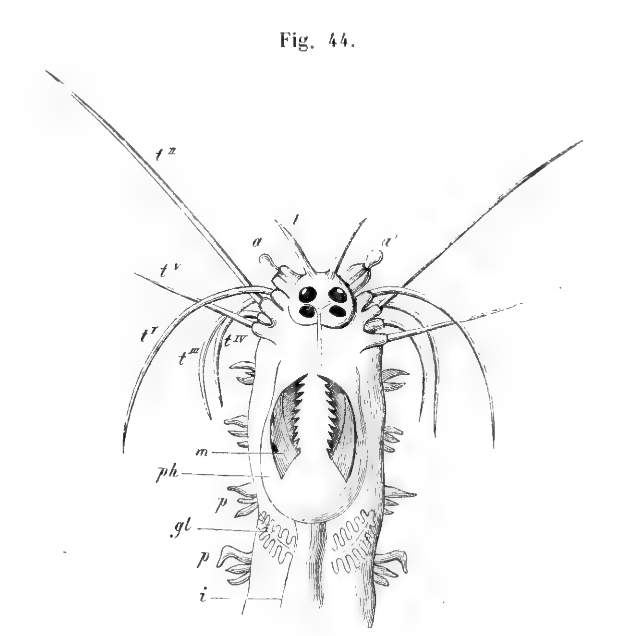
§ 100.

Die Gliedmaassen erscheinen als activ bewegliche Fortsatzbildungen des Körpers, die je nach ihrer Beziehung zu letzterem und nach ihrer speciellen Ausbildung zu den verschiedensten Functionen in Verwendung kommen können. An dem den Kopftheil vorstellenden Körperabschnitte treten Fortsatzbildungen schon bei den Turbellarien auf. So entstehen bei vielen Planarien seitliche lappenartige Fortsätze als Tentakel oder Fühler, und bei anderen ist auch die Rückenfläche des Körpers durch ähnliche Bildungen ausgezeichnet (Thysanozoon).

Wie die parasitische Lebensweise der Trematoden, der Cestoden, wie der Nemathelminthen derartige Bildungen gänzlich zurücktreten lässt, so treffen sie sich unter den freilebenden Annulaten wieder bedeutend entfaltet, und hier sind es besonders die Chätopoden, deren Kopftheil bald an den Seiten, bald auch median mit contractilen Tentakeln ausgestattet ist (Fig. 44. $t\,t^v$). Diese sind entweder einfach, oder durch Segmentirung weiter differenzirt, oder auch durch secundäre Fortsätze ausgezeichnet. Durch Anpassung an die mannichfachsten Lebensverhältnisse in Gebilde mannichfacher Art umgewandelt, dienen sie vielerlei Verrichtungen, von denen die respiratorische die belangreichste ist.

Bei den röhrenbewohnenden Chätopoden, deren Kopftheil den mit dem umgebenden Medium zunächst in Beziehung tretenden Körperabschnitt vorstellt, sind die Fühler in mächtige Apparate umgewandelt. Sie bilden Büschel contractiler Fäden am Kopflappen, in einfachen oder mehrfachen Reihen (Terebellen [vergl. unten Fig. 83. *t*], Hermellen), oder sie sind mit der Entwickelung eines innern Gerüstes (Knorpel) in

Fig. 44.



starre, auch mit secundären Aesten besetzte federbuschartige Gebilde (Kiemententakel) übergegangen, die sowohl an der respiratorischen Function sich betheiligen, als auch bei Bewegung des Gesammtapparates für die Herbeischaffung der Nahrung thätig sind (Serpulaceen). Bei einem Theile ordnen sich diese Kiemenfühler auf zwei fächerförmig ausgebreitete Gruppen. Kurze, einfache Fäden, neben denen noch zwei sie überragende exquisite Fühler vorkommen, stellen sie bei Siphonostoma vor. Bei Andern zieht sich die Basis beider am Rücken getrennter Hälften der Büschel in eine spiralig aufgerollte Leiste aus, auf welcher die einzelnen Fäden sich aufreihen (Sabella). Durch das Vorkommen von Sehwerkzeugen an den einzelnen Fäden der Kiemenbüschel erscheint für diese Organe eine neue Beziehung (Branchiomma).

Einzelne der Kiemenfäden erleiden noch andere Umwandlungen. Ein oder ein Paar der anfänglich gleichartigen Kiemententakel (Protula)

Fig. 44. Kopf von Nereis Dumerilii. *a a'* Taster. *t*, t^1, t^2, t^3, t^4, t^5 Fühler. *p* Fussstummeln. *ph* Schlundkopf. *m* Kiefer. *i* Speiseröhre. *gl* Drüsen. (Nach Claparède.)

besitzt bei einzelnen Sabellen bereits keine respiratorische Function und wandelt sich bei anderen Sabelliden in kolbenförmige Gebilde um, von denen eines mächtiger entwickelt als das andere als Deckel zum Verschluss der vom Thiere bewohnten Röhre verwendet wird. Bei Filigrana behält der Deckelstiel in seiner Fiederung einen Theil seiner ursprünglichen Eigenschaften. Die Fiederung kann aber verloren gehen (Serpula), und dann durchläuft die Entwickelung des Deckels jene bei Andern bleibenden Zustände. An diesem durch Anpassung entstandenen Apparate wird häufig noch eine verkalkte Schichte abgeschieden, welche das freie abgeplattete Ende scheibenförmig bedeckt. In einzelnen Fällen nimmt der erweiterte Deckelstiel die Eier auf und fungirt als Bruttasche (Spirorbis spirillum), so dass ein und dasselbe Organ eine Reihe der mannichfaltigsten, von seiner ursprünglichen Bedeutung weit abliegenden und durch gegebene äussere Verhältnisse erworbenen Beziehungen eingeht. Ausser den Fühlern finden sich bei den Chätopoden noch besondere kürzere, aber retractile Taster (Fig. 44. *a*) vor.

Diesen Gebilden reihen sich auch die Tentakel der Bryozoën an als fadenförmige, von Cilien umsäumte und contractile Fortsätze einer scheibenförmigen oder lappenartig ausgezogenen Ausdehnung des Integumentes (Lophophor) am oralen Körperende. Die erstere Form des Lophophor ist die verbreitetste. Die Mundöffnung nimmt dann die Mitte ein. Im andern Falle ist der Lophophor in zwei eine Hufeisenform bildende Fortsätze ausgezogen (s. Fig. 60. *B. br.*).

Einfacher verhalten sich die Tentakel von Pedicellina, die den Rand einer scheibenförmigen, Mund wie After tragenden Körperfläche besetzt halten, und im Innern nicht hohl sind wie die Tentakel der Bryozoën.

§ 101.

Eine andere Abtheilung bilden die bei den Chätopoden ausgebildeten locomotorischen Gliedmaassen, seitliche Fortsätze der Metameren des Körpers, Fussstummeln oder Parapodien (Fig. 45. *A. B. p*). Sie treffen sich stets paarig für jedes Segment, zu zweien oder zu vieren. Im letztern Falle nimmt ein Paar den dorsalen, ein anderes den ventralen Abschnitt der Seite des Körpers ein. Sie tragen Borsten und häufig auch fadenförmige und mannichfaltig gestaltete Anhänge (Cirren), welche die Parapodien an Volum übertreffen können, oder bei deren Rückbildung sich ganz an die Stelle derselben setzen. Auch die Kiemen sind als Modificationen von Cirren oder doch als damit zusammenzustellende Gebilde und als Anhänge der (dorsalen) Parapodien anzusehen. Sie rücken bei vielen von diesen ab und erscheinen dann als selbständige Körperanhänge (§ 102). Zuweilen sind dorsale und ventrale Parapodien jeder Seite einander sehr genähert, von welchem Zustande an alle Uebergänge bis zur völligen Verschmelzung zu

einem einzigen Paare sich kundgeben (Sylliden). Dieses nimmt dann genau die Seite des Körpers ein, und trägt die sonst auf dorsale und ventrale Parapodien vertheilten secundären Anhänge (Borsten und Cirren). Rückgebildet erscheinen die Cirren bei den Tubicolen.

Der Ausbildungsgrad der Parapodien ist sehr mannichfach, und wird durch Beziehung zu den Borstengruppen complicirt. Eine Umbildung erfolgt durch eine Verbreiterung des Endes der einzelnen getrennten oder auch verschmolzenen Parapodien oder vielmehr deren Cirren, woraus dann Ruderplatten hervorgehen (Phyllodoceen). Als besondere durch Umwandlung dorsaler Cirren entstandene Anhangsgebilde der Parapodien erscheinen die Elytren, schuppenartige Lamellen, welche über den Rücken hin sich über einander lagern, und alternirend durch kurze Fortsätze vertreten sind (Aphroditeen). Während die als Locomotionsorgane thätigen Parapodien der Anneliden als die Anfänge einer bei den Gliederthieren zu einer vollkommneren Entfaltung gelangenden Gliedmaassenbildung erscheinen, entbehren sie doch der Selbständigkeit, insofern sie keinen eigenen Muskelapparat, wie die Gliedmaassen der Arthropoden, besitzen, und vorzüglich durch die Bewegung der bezüglichen Metameren in Thätigkeit gesetzt werden.

Aeussere Kiemen (Hautkiemen).

§ 102.

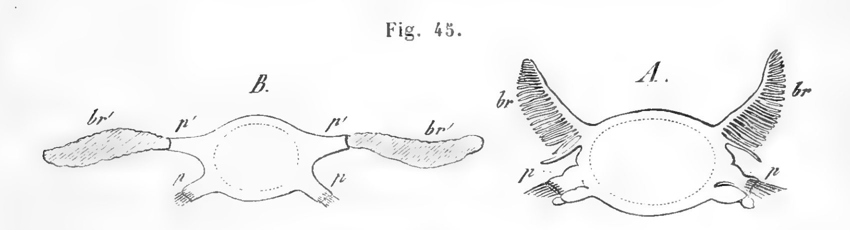
Sowohl die am Kopfe wie die an den Metameren der Chätopoden vorkommenden Anhangsgebilde erleiden mancherlei Umwandlungen in Anpassung an die respiratorische Function. Wenn diese bei dem grössten Theile der Würmer durch die gesammte Körperoberfläche vermittelt wird, so erscheint sie bei den Chätopoden auf bestimmte Theile localisirt, die dadurch, wie aus ihrem Verhalten zum Gefässapparat und aus ihrem sonstigen Bau zu ersehen, zu Kiemen sich umwandeln.

Diese trifft erstlich die Kopftentakel (§ 100). Bei einigen (Pectinaria, Terebella) führen diese Gebilde nur perienterische Flüssigkeit, und erscheinen noch nicht sicher als Kiemen. Bestimmter ergeben sie sich als solche bei den Pheruseen (Siphonostoma), und bei den Sabelliden sind sie in der oben angegebenen Weise noch weiter differenzirt und die einzelnen Kiemenfäden sind sogar mit secundären Fiederchen besetzt.

Wie aus den Kopftentakeln durch weitere Ausbildung Kiemen hervorgehen, so erscheinen auch Kiemen als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente durch Modificationen der den Parapodien angefügten, oder auch als besondere Anhänge sich darstellenden Cirren. Im einfachsten Zustande zeigen die Cirren keine Umbildung, ausser einer Fortsetzung der Leibeshöhle, so dass nur die perienterische

Flüssigkeit in sie eintreten kann. Das Vorkommen von Cilien auf den Cirren ist für deren respiratorische Bedeutung von Belang. Indem die Wand der Cirren an einzelnen Stellen bedeutend dünner ist, werden diese für das Zustandekommen des Gasaustausches bevorzugt. In der

Fig. 45.



Regel sind die dorsalen Cirren zu Kiemen umgewandelt, welche diese bestimmtere Beziehung zur Athemfunction durch den Eintritt von Blutgefässen empfangen. Die Kiemen bleiben entweder einfache Fortsätze, zuweilen von blattförmiger Gestalt, oder sie zeigen Ramificationen in verschiedenem Grade. Als sehr verlängerte einfache Fäden erscheinen sie bei Cirratulus. Die andere Form umfasst die exquisiteren Kiemen, die entweder kammförmig gestaltet (Euniceen) (Fig. 45. *A. br*), oder auch baumförmig verästelt (Fig. 82. *br*) (z. B. bei Amphinomeen) erscheinen. Da nicht selten neben ihnen noch ein Dorsalcirrus vorhanden ist, so stellen sie selbständigere Gebilde vor, sowie sie auch häufig von den Parapodien entfernt direct von der Rückenfläche entspringen. Alle diese mannichfachen Befunde sind durch Uebergänge verknüpft, die zuweilen an demselben Thiere sich vorfinden.

Ihre Verbreitung über den Körper findet in verschiedenem Maasse statt. Bald treffen sie sich an allen Körpersegmenten, gegen das Körperende meist von geringerem Umfange (Eunice sanguinea, Amphinome). Bald sind sie auf eine Anzahl von Segmenten beschränkt und gehen gegen die kiemenlosen Segmente zu allmählich in rudimentäre Bildungen über (Arenicola, Hermella). Bei den Röhrenbewohnern ruft die Lebensweise die Ausbildung vorderer, das Schwinden hinterer Kiemen hervor. An drei vorderen Segmenten besitzen die Terebellen verästelte Kiemenbüschel (Fig. 82. *br*), an zweien trägt Pectinaria kammförmige Kiemen, und einfache fadenförmige Anhänge sind an derselben Stelle bei Branchiosabella und Sabellides vorhanden.

Auch in anderen Abtheilungen der Würmer ist die respiratorische Function an Körperfortsätze geheftet. Das gilt von den Tentakeln der Bryozoën. Specielle Ausbildungen von respiratorischen Fortsätzen bestehen bei Gephyreen, wo das Hinterleibsende von Sternaspis blutgefässführende Anhänge trägt. Endlich kommen selbst bei den Hiru-

Fig. 45. Schemata senkrechter Querdurchschnitte von Ringelwürmern, zur Darstellung der Anhangsgebilde. *A* Querdurchschnitt von Eunice. *B* von Myrianida. *p* Bauchstummel. *p'* Rückenstummel. *br* Kiemen. *br'* Cirren.

dineen lamellenartige Ausbreitungen des Integumentes in metamerer Anordnung vor (Branchellion).

Integument.

§ 103.

Das aus dem Ectoderm gesonderte Integument der Würmer steht in enger Verbindung mit der Muskulatur, durch die es sich bei mangelnder Leibeshöhle ins Körperparenchym fortsetzt. So verhalten sich die meisten Plattwürmer und Hirudineen. Bei dem Vorhandensein einer Leibeshöhle stellt das Integument mit der Muskulatur einen Hautmuskelschlauch vor, wie er bei Acanthocephalen, Tunicaten, Gephyreen und den meisten Annulaten besteht.

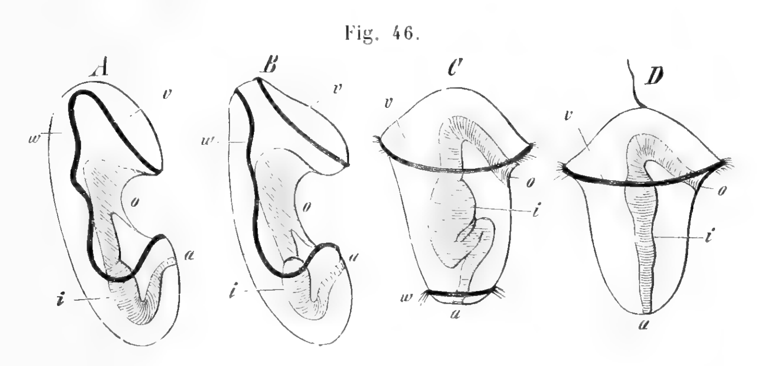
Wenn wir den Hautmuskelschlauch in die beiden ihn zusammensetzenden Theile zerlegen, so finden wir die Muskulatur in der Regel als die bedeutendere, die als eigentliches Integument anzusprechende Schichte als die relativ geringer entwickelte Lage.

Die eigentliche Hautschichte besteht in der Regel aus einer Zellenlage, deren Elemente oft sowenig gesondert sind, dass sie ein Syncytium vorstellen. Diese Schichte entspricht einer Oberhaut, Epidermis. Bei den Turbellarien ist sie überall mit Wimpern besetzt. Bei vielen sitzen die Wimpern auf einer anscheinend homogenen Schichte, die wie eine Cuticula sich ausnimmt. Aber selbst bei solchen die, wie die Cestoden, später des Wimperkleides entbehren, ist doch während der embryonalen Stadien ein Cilienüberzug vorhanden. Auch Embryonen von Trematoden besitzen ihn. Bei vielen Anneliden bestehen an verschiedenen Körpertheilen bewimperte Stellen, oder es sind sogar grosse Strecken des Körpers mit Cilien bekleidet.

Die locomotorische Rolle dieses Wimperbesatzes tritt besonders für die kleineren Formen hervor. Ausschliessliches Bewegungsorgan bleibt das Wimperkleid daher meist nur in den Jugendzuständen. Durch Fortsatzbildungen des Körpers wird die wimpertragende Oberfläche vergrössert, und daraus entspringt für die Cilien eine erhöhte Leistung für die Locomotion. Aehnlich verhalten sich die Larven der Gephyreen und der meisten Anneliden. Die Cilien ordnen sich auf leistenartige Vorsprünge, die bestimmte Strecken der Leibesoberfläche als Wimperschnur oder Wimperkranz umziehen, und in ihrer Anordnung für die einzelnen Abtheilungen meist charakteristisch sind. Ein oder mehrere Wimperkränze umgürten den Körper, darnach man die Larven von Chätopoden in mesotroche, telotroche und polytroche unterschied. Wenn auch sonst die Körperoberfläche noch Cilien trägt, sind die der Wimperreifen doch mächtiger entwickelt und ihr Schlagen fördert wesentlich die raschere Ortsbewegung. Von diesen Wimperreifen ist einer (Fig. 46. *C D v*) beständiger als die übrigen, er tritt zugleich

am frühesten auf, und theilt den Körper in einen vordern und hintern Abschnitt. Der erstere stellt den oberen Theil des spätern Kopfes des Wurmes vor, während aus dem andern Abschnitt der ganze übrige Leib des Thieres sich entwickelt. Der primitive Wimperkranz erhält sich in einer Abtheilung der Würmer, bei den Räderthieren. Indess der hintere Abschnitt in einen mehr oder minder gegliederten Körper sich differenzirt, bildet sich der vordere auf einer wulstförmigen Verdickung lange Cilien tragend zu einem besonderen Organe aus, welches für

Fig. 46.



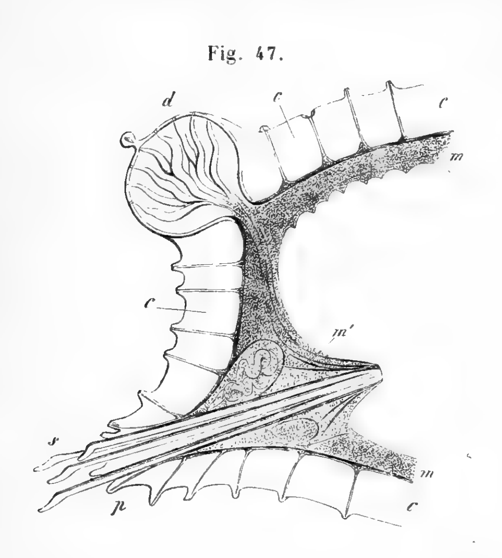
diese Abtheilung charakteristisch wird. Dieses Räderorgan — von der Bewegung seiner Cilien so bezeichnet — zeigt sich in sehr verschiedenen Formzuständen. Es bleibt entweder einfach, mehr im Anschlusse an das primitive Verhalten, oder es breitet sich in lappenartige Fortsätze aus (Tubicolaria) oder bildet tentakelartige Verlängerungen (Stephanoceros), die häufig nur in den Jugendzuständen der Ortsbewegung dienen, indess sie später bei festsitzender Lebensweise des Thieres für Zuleitung von Nahrungsstoffen, durch den mittelst der Wimperaction erzeugten Strudel, in Verwendung stehen. Bei den Bryozoën besteht vor der Entfaltung der Tentakel gleichfalls ein Wimperkranz, innerhalb dessen die Tentakel hervorsprossen. Durch die Lagerung der Mundöffnung entbehrt dieser Wimperkranz der Uebereinstimmung mit der verbreiteteren Form, allein es bestehen doch noch für einige Abtheilungen nahe Beziehungen z. B. mit den Gephyreen, deren Larven gleichfalls einen das Mundfeld umgürtenden Wimperkranz besitzen. Auch bei dem sonst mit Rundwürmern übereinstimmenden Polygordius kommt ein Wimperkranz vor, in welchem wir somit eine Einrichtung erkennen, die von einer vielen Abtheilungen der Würmer gemeinsamen Stammform aus sich fortvererbt hat.

Fig. 46. Anordnung der Wimperschnüre bei Echinodermen- (*A B*) und Wurmlarven (*C D*). *v* vorderer, *w* hinterer Wimperkranz. *o* Mund. *i* Darmcanal. *a* After.

§ 104.

Beim Mangel von Cilien wird die Epidermisschichte von einer sehr verschiedengradig entwickelten Cuticula bedeckt, die als Absonderungsproduct der epidermalen Zellen- oder Protoplasmaschichte erscheint. Diese Cuticula ist unter den Plattwürmern bei Trematoden und Cestoden als eine dünne oder doch weiche Schichte vorhanden. In ähnlicher Weise kommt sie auch den Anneliden zu, wo sie sogar eine besondere Mächtigkeit erreichen kann. (S. Fig. 47. *c*.) Mit bedeutender Verdickung dieser Schichte treten Porencanäle in ihr auf. In der Classe der Rundwürmer ist sie am beträchtlichsten entwickelt und übertrifft die unter ihr liegende Matrix mehrfach an Dicke. Sehr häufig lässt sie mehrere in ihrem näheren Verhalten von einander verschiedene Schichten wahrnehmen, deren Substanz dem Chitin nahe verwandt zu sein scheint. Durch grössere Derbheit einzelner Abschnitte des Cuticularüberzuges kann bei Ringelwürmern eine Art von Hautskelet hervorgehen, welches, wenn auch nicht von des Härte des Chitinpanzers der meisten Arthropoden, doch morphologisch jenem völlig gleich kommt.

Fig. 47.



Vollkommene Uebereinstimmung mit dem Chitinskelet der Arthropoden bietet der Hautpanzer der Räderthiere dar. Wenn er auch nicht eine bedeutende Mächtigkeit erreicht, so verleiht ihm doch die Rigidität des vordersten Abschnittes sowie der folgenden durch weichere Zwischenstücke verbundenen Segmente, den Charakter eines wahren Skeletes, welches Muskeln zur Ursprungsstätte dient.

An die Cuticulargebilde reihen sich die Gehäuse der Bryozoën, die bald gallertartig (Lophopus crystallinus) weich und biegsam, bald durch Kalkeinlagerungen von bedeutender Härte erscheinen. Letztere

Fig. 47. Verticaler Querschnitt durch das Integument eines Ringelwurms (Sphaerodorum). *c* Dicke Cuticularschichte mit weiten Porencanälen. *m* Muskelschichte. *m* Muskeln des Borstenbüschels *s*, welches den centralen Fussstummel *p* einnimmt, indess der dorsale *d* durch einen Drüsen chläuche umschliessenden Knopf vorgestellt wird.

kommen bei den meisten Gymnolaemen vor. Durch die innige Verbindung mit dem Körper unterscheiden sie sich von den Gehäusen mancher Rotatorien sowie der tubicolen Anneliden, doch löst sich bei manchen die Leibeswand vom hinteren Abschnitte des Gehäuses.

Die Ausbildung des festen Gehäuses erstreckt sich nicht über den ganzen Körper. Es umfasst nur den hintern Abschnitt desselben und setzt sich in eine schwächere den vorderen, tentakeltragenden Theil überkleidende Chitinschichte fort, die sogar häufig fehlt. Diese verschiedenartige Differenzirung des Integumentes führt zu einer verschiedengradigen Beweglichkeit beider Körperabschnitte, und gestattet eine Retractilität des vordern Theils, der sich in dem gehäusetragenden Hintertheile sammt der Tentakelkrone zu bergen vermag. In der Ausbildung) dieses Verhältnisses bieten sich am Gehäuse mannichfache Differenzirungen.

Den Cuticularbildungen reiht sich entfernt das Integument der Tunicaten an. Es bildet den sogenannten »äussern Mantel«. Sehr häufig erhält die als »Mantel« bezeichnete Körperhülle das Uebergewicht über alle andern Organe, und zeigt sich bei einer gewissen Rigidität auch als Stützorgan für die umschlossenen Theile. Die Consistenz dieser Hülle variirt von gallertiger Weichheit bis zu knorpelartiger Härte. Sie ist meist glasartig durchscheinend, bei Ascidien nicht selten auf mannichfache Art gefärbt. Das Gewebe des Mantels wird in der Regel durch eine den Bindesubstanzen zugehörige Form vorgestellt, in der die sehr verschiedenartigen Zellen gegen die Intercellularsubstanz oft zurücktreten, dem entspricht auch die Genese, die den Mantel als das Product einer Zellenschichte (Epidermis) kennen lehrt, von der eine Intercellularsubstanz abgesondert wird, in welche einzelne Zellen eintreten.

§ 105.

Von dem Integumente der Würmer gehen eigenthümliche Bildungen aus, die als Stacheln, Borsten, Haken u. s. w. im Haushalte der Thiere oft eine wichtige Rolle spielen und als Ausscheidungen der Epidermis aufzufassen sind. Diese ausserordentlich mannichfaltigen Formationen lassen sich nach ihren Beziehungen zur Oberfläche des Körpers in zwei Gruppen theilen. Die eine davon besteht aus einfachen Erhebungen des Integumentes. Auf papillenförmigen Fortsätzen bildet sich eine dickere Cuticularschichte, die in Form einer Warze,

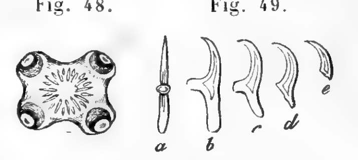


Fig. 48. Kopf von Taenia coenurus (Blasenform: Coenurus cerebralis) von vorn gesehen. Sichtbar sind die vier Saugnäpfe und der in Mitte von diesen liegende Hakenkranz.

Fig. 49. *a*—*e* Verschiedene Häkchen aus dem Hakenkranze von demselben. (Nach v. Siebold.)

oder, wenn länger ausgezogen, haar- oder borstenartig gestaltet sein kann. Bei bedeutenderer Festigkeit stellt dieser Abschnitt der Cuticula eine allerdings nur scheinbar selbständige Bildung vor. Hierher gehören die derben Papillen und Stacheln, wie sie sich an der Haut vieler Trematoden finden, und zuweilen den Vordertheil des Körpers in verschiedener Ausdehnung besetzen; ferner die Stacheln der Echinorhynchen, endlich die Haken der Cestoden, die bei manchen am vordern Körperende zu einem Kranze zusammengereiht sind (vergl. Fig. 48. 49) oder in der Wandung von vier ausstülpbaren Schläuchen sitzen (Tetrarhynchus). Indem diese, als Verdickungen der Cuticula beginnend, mit ihrer Chitinisirung sich auch gegen die Matrix und noch tiefer zu einsenken, bilden sie einen Uebergang zur zweiten Gruppe.

In dieser entstehen die Borsten oder Stacheln nicht mehr an der Oberfläche, sondern in besonderen Einsenkungen, die recht treffend mit Drüsen verglichen werden. Die Ausscheidung geht von Zellen (einer oder mehreren) oder von einem Syncytium aus, und gestaltet sich unter allmählicher Chitinisirung in bestimmter Weise, in verschiedenem Grade über die Körperoberfläche hervortretend. In der Regel tritt die Borstenbildung erst mit der Metamerie auf. In Volum und Form sind diese Gebilde ausserordentlich wechselnd, und sogar bei den einzelnen Gattungen und Arten vielfach verschieden. Die Hirudineen ausgenommen sind sie bei den Annulaten allgemein verbreitet. Fast immer finden sie sich in Büscheln gruppirt (s. oben Fig. 47. *s*), deren jedem Metamer zwei oder vier den Parapodien zugetheilt zukommen. Sie fungiren zum Theil als Locomotionsorgane, bei den Schwimmenden (Vagantes) wie Ruder wirkend; bei einer Umbildung vermögen die Haken als Haft- oder Klammerorgane thätig zu sein (Tubicolae). Am mächtigsten sind die Borstenbildungen bei den Aphroditeen entwickelt, wo ein Theil der feineren zu einer den Rücken und die Elytren deckenden Schichte verfilzt.

Wie einfach auch die das eigentliche Integument darstellende Schichte, mag sie aus Zellen oder Syncytien bestehen, sich verhalten mag, so zeigt sie sowohl durch die Differenzirung der vorhin betrachteten Gebilde, als auch durch die Complicirung mit anderen Theilen einen höhern Grad der Ausbildung als bei den Cölenteraten. An diese erinnert noch das Vorkommen von stäbchenförmigen Körpern im Integumente bei Turbellarien sowie bei Anneliden, Organe die in einzelnen Fällen den Nesselzellen verwandt scheinen.

An die vom Integumente aus entstandenen Differenzirungen kann ein in seiner Function noch ziemlich räthselhaftes Organ angeschlossen werden: der sogenannte Rüssel der Nemertinen. Er bildet einen über dem Darm gelegenen in einer besonderen Scheide eingeschlossenen häufig gewundenen Schlauch, der am vordern Körpertheil über dem Munde sich öffnet, und daselbst hervorgestülpt werden kann. An diesem Schlauche sind mehrfache Abschnitte unterscheidbar, deren einer in seinem Grunde

Stacheln trägt, meist einen grössern in der Mitte und beiderseits in besonderen Taschen einige kleinere, die bald als Reservestacheln, bald als ausser Gebrauch getretene Gebilde gedeutet sind. Der hinter dem Stachelapparate liegende Theil des Schlauches erscheint drüsiger Natur und besitzt neben dem Stachel einen Ausführcanal. Am blinden Ende des Schlauches befestigt sich ein von der Leibeswand entspringender Muskel, der als Retractor aufzufassen ist. Manchen Nemertinen (Lineus, Nemertes u. a.) fehlt der Stachelapparat.

Bei einigen ist der Schlauch von unansehnlicher Grösse (Polia involuta) und verknüpft dadurch andere Plattwürmern zukommende Gebilde, welche vielleicht als Anfangszustände des bei Nemertinen hoch differenzirten Rüssels gelten können. Diess sind die am vordern Körperende der Cercarien vorhandenen, zum Einbohren dienenden Stacheln, welche entweder oberflächlich oder im Grunde einer tieferen, follikelartigen Einbuchtung gelagert sind. Das Verhalten seitlicher Stacheln zu einem medianen grösseren ist oft ganz ähnlich wie im Nemertinen-Rüssel, und lässt auf eine ursprünglich einer grösseren Abtheilung der Plattwürmer zukommende Gleichartigkeit dieser Organisation schliessen.

§ 106.

Durch die Differenzirung von **Drüsen**, als besonderer Secretionsorgane, nimmt das Integument der Würmer eine höhere Stelle ein. Solche Organe sind in fast allen Abtheilungen der Würmer nachgewiesen, und finden sich bei den Annulaten sogar in grosser Verbreitung. Sie scheinen in den meisten Fällen einzellig zu sein, und lagern bald unmittelbar unter dem Integumente, bald in den tieferen Theilen des Körpers, letzteres bei dem Mangel einer gesonderten Leibeshöhle.

Unter dem Plattwürmern sind einzellige Hautdrüsen bei den Trematoden bekannt geworden. Sie lagern meist in Gruppen am Vordertheile des Körpers, und kommen auch am hintern Körpertheile in Verbindung mit Saugnäpfen vor. Eine mächtige Ausbildung besitzen die Drüsen bei den Hirudineen, besonders bei den Blutegeln, wo sie, im Körperparenchym zerstreut, mit langen Ausführgängen zur Haut treten. Gleichfalls einzellige Drüsen sind im Integument der Scoleïnen und zwar zwischen den Zellen der Matrix nachgewiesen. In manchen Fällen rücken die Drüsen jedoch tiefer und lassen blos den Ausführgang zwischen den Zellen hindurch treten.

Bei den Gephyreen sind Drüsenschläuche gleichfalls mit dem Integumente verbunden, und ebenso finden sie sich bei den Anneliden (Fig. 47. *d*). Eine Drüsenschichte entfaltet sich an einem Abschnitte des Körpers der Lumbricinen als Sattel; der Bau dieser Gebilde scheint jedoch nicht mehr so einfach zu sein, da die Schläuche ein besonderes Epithel als Auskleidung, und zuweilen auch eine gelappte Form besitzen. Sehr verbreitet finden sich unter den Chätopoden

Drüsenschläuche mit Massen von stäbchenförmigen Körpern. (Spio, Aricia). Den Nemertinen kommen gleichfalls Drüsen, die ein schleimiges Secret liefern, zu. In vielen Fällen wird das Secret der Hautdrüsen zur Bildung von Eihüllen verwendet.

Skelet.

§ 107.

Bei etwas festerer Beschaffenheit spielt das Integument in vielen Abtheilungen der Würmer eine bedeutende Rolle als Stützorgan, welcher Beziehungen bereits oben gedacht ward. Beachtenswerther sind die Organe, welche jene Function ohne Nebenbeziehungen besitzen. Als solche Stützorgane trifft man bei einer Anzahl von tubicolen Anneliden im Kopfsegmente Knorpelstücke, von denen aus Fortsätze in die federbuschartigen Kiemen sich verzweigen, und dort bis in deren Fiederblättchen als feine Streifen verlängert sind.

Während jener Kopfknorpel aus einer auf eine kleine Abtheilung beschränkten Anpassung hervorging, treffen wir bei Tunicaten einen Stützapparat anderer Art und von grösserer morphologischer Bedeutung. In dem schwanzartigen Ruder der Appendicularien besteht nämlich ein vom Körper des Thieres her sich fortsetzendes Axenorgan. Es wird aus eigenthümlich modificirten Zellen gebildet, die einen von continuirlicher Scheide umgebenen Strang formiren. Dieses Axenorgan erhält sich bei allen jenen Tunicatenlarven, welche den beweglichen Ruderschwanz besitzen, somit bei Ascidien und Cyclomyariern. Mit dem Schwanze geht es verloren. Seine Lagerungsbeziehungen lassen in der Chorda dorsalis der Wirbelthiere ein Homologon erkennen.

Endlich muss noch als Stützorgan das Kiemenskelet der Enteropneusten hervorgehoben werden, welches aus einem Gitterwerk von homogenen Stäbchen (Cuticulargebilden) zusammengesetzt wird, und in Anordnung wie in Genese mit dem Kiemenskelete des niedersten Wirbelthieres (Amphioxus) grosse Aehnlichkeiten besitzt.

Muskelsystem.

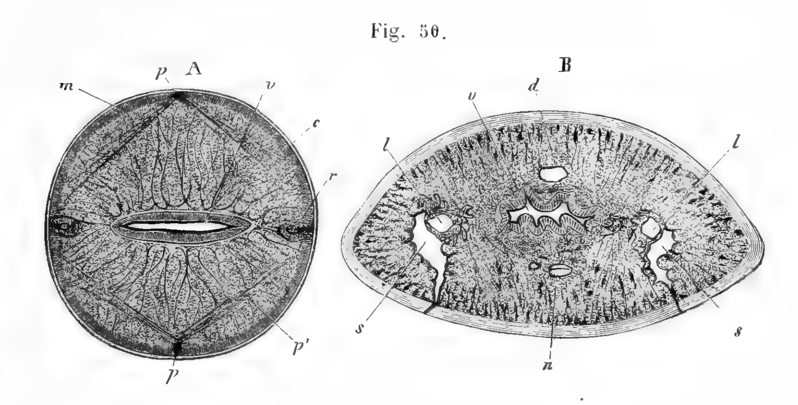
§ 108.

Die Muskulatur der Würmer liegt unmittelbar unter dem Integumente, und bildet bei den meisten den mächtigsten Theil der die inneren Organe umschliessenden Hülle. In der allgemeinen Anordnung der Fasern lassen sich mehrere Typen unterscheiden, die in folgender Weise charakterisirbar sind.

1) Ring-, Längs- und Radiärfasern bilden eine zusammenhängende Muskelmasse, bei welcher die beiden ersteren in Schichten gesondert und von den senkrechten Fasern durchsetzt sind. Die Ringfasern

bilden eine äussere und eine innere Schichte, zwischen welchen die Längsfaserschichte eingeschlossen liegt. Die senkrechten Fasern gehen von den Binnentheilen des Körpers gegen die Oberfläche aus. An den Seitenrändern des Körpers erstrecken sie sich unmittelbar von der Rücken- zur Bauchfläche. Diese Anordnung der Muskulatur besitzen Plattwürmer, dann Hirudineen und Onychophoren (Peripatus). Dabei kommen aber auch noch schräg gekreuzte Muskelfasern vor, die bei den Rundwürmern und rhabdocölen Turbellarien fehlen.

Fig. 50.



2) Die Längsfaserschichte bildet die ausschliessliche Muskulatur bei den Nematoden, Chätognathen und bei Polygordius, wobei in der Vertheilung der Fasern verschiedene Verhältnisse gegeben sind. Die Muskelfasern verlaufen entweder als flache, mit den Breitseiten an einander liegende Bänder, unmittelbar unter der Epidermisschichte (Matrix der Cuticula), oder sie sind mit den Kanten gegen einander, also mit den Flächen je nach aussen und innen gerichtet. In beiden Fällen bieten sie Eigenthümlichkeiten in der Gruppirung. Durch eine dorsale und ventrale von anderen Geweben eingenommene Medianlinie werden sie in zwei seitliche Massen geschieden, die aus unmittelbar aneinander liegenden Fasern bestehen (Gordius, Trichocephalus). Bei der Mehrzahl der Nemathelminthen tritt an beiden Seitenhälften des Hautmuskelschlauches durch Zwischentreten anderer Organe eine weitere Differenzirung auf. Diese Seitenlinie (Fig. 50. *A. r*) verbreitert sich bei sehr vielen Nematoden zu einem in verschiedenem Grade entwickelten Seitenfelde, welches auch den Chätognathen zukommt.

3) Die Muskulatur des Körpers besteht aus einer äussern Ring- und innern Längsfaserschichte. Beide sind bei den Gephyreen und

Fig. 50. Querschnitte von Ascaris lumbricoïdes *A* und Hirudo *B*. *c* Cuticularschichte. *m* Muskelschichte. *r* Seitenlinie mit dem Excretionsorgan. *pp* obere und untere Medianlinie. *p'* Quere Fasern. *v* Darm. *d* dorsaler, *l* seitlicher Gefässstamm. *s* Blase des Excretionsorganes. *n* Bauchmark.

Acanthocephalen nicht in bestimmte Felder gesondert, obwohl bei den ersteren die einzelnen Längs- oder Quermuskelzüge häufig in Abständen von einander gelagert sind. Dagegen besitzen die Anneliden durch die Anordnung der Längsmuskeln in zwei dorsalen und zwei ventralen Zügen ein deutliches Seitenfeld, die Längsfaserschichte ist die mächtigere. Eine in der Regel durch einzelne Bündel vorgestellte Schichte transversaler Fasern geht von der ventralen Medianlinie zu den Seitenfeldern.

Ausser dieser dem gesammten Körper zukommenden Muskulatur sind noch einzelne Muskeln für besondere Organe vorhanden. Sie werden wo es nöthig ist bei diesen berücksichtigt werden, und hier soll nur der die Borstenbündel bewegenden Muskeln Erwähnung geschehen.

Besondere Differenzirungen des Hautmuskelschlauchs stellen die bei Trematoden, Cestoden und Hirudineen verbreiteten Saugnäpfe vor, die im wesentlichen des Baues miteinander übereinstimmen.

§ 109.

Als äussere Ring- und innere Längsfaserschichte gibt sich die Muskulatur der Bryozoën zu erkennen (Phylactolaemen). Nicht selten ist die Ringmuskelschichte in einzelne Bänder gesondert. Am mächtigsten ist die Muskulatur an der Verbindung des protractilen Körperabschnittes mit dem Gehäuse. Bei vorwiegend starren Wandungen des letzteren sind die Ringbänder unterbrochen (Flustra) und stellen von den Seitenwänden des Gehäuses zur oberen freien Fläche tretende Züge dar. Einige davon inseriren sich an dem als Deckel fungirenden Abschnitt des Gehäuses. Beim Bestehen einer Längsmuskulatur löst sich ein Theil der Muskelfasern hinter dem invaginirten Abschnitte des Körpers ab und tritt nach innen zur Duplicatur der Leibeswand, um sich grösstentheils bis zur Tentakelbasis fortzusetzen. Sie bilden Rückzieher des vordern Körpertheils (Parieto-Vaginalmuskeln). Unter den Tunicaten sind Muskeln als Längs- und Ringfasern entwickelt, wo sie eine unter dem Mantel der festsitzenden befindliche continuirliche Schichte bilden, und um die Athem- und Kloakenöffnung einen Schliessmuskel herstellen. Bei den schwimmenden Tunicaten ist diese Muskulatur in einzelne, bald isolirt verlaufende (Cyclomyaria), bald theilweise zusammenhängende Reifen (Salpa) aufgelöst. Eine besondere Muskulatur besitzt der Ruderschwanz der Appendicularien.

Im Baue der Formelemente des Muskelsystems bieten die Würmer beträchtliche Verschiedenheiten. Die Muskelfasern sind längere oder kürzere Gebilde, die in der Regel selbst da, wo sie eine beträchtliche Ausdehnung besitzen, das Product einer einzigen Zelle sind, wie aus dem Vorhandensein eines einzigen Kernes geschlossen werden muss. Unter den Plattwürmern besitzen die niedern Formen nur blasse oft schwer unterscheidbare Fasern, die auch Verästelungen darbieten. Bei den höhern Plattwürmern stellen sie Röhren vor, indem die contractile

Substanz einen hohlen Cylinder bildet, welcher indifferentes Protoplasma mit dem Kerne umschliesst. Der contractile Theil der Faser zeigt zuweilen eine fibrilläre Streifung. Dieses Verhalten findet sich bei den Onychophoren, Hirudineen, Acanthocephalen und Gephyreen. In den beiden letzten Abtheilungen bilden die Fasern jeder Schichte ein Netzwerk.

Unter den Nemathelminthen zeigt Gordius die einfachsten Zustände. Die Muskelfasern sind breite dünne mit den Flächen an einander gereihte Bänder. Bei andern sind besondere Differenzirungen der Fasern bemerkbar, welche rhomboïdale, häufig auch in langgestreckte Fasern übergehende Platten bilden. Die contractile Substanz ist fibrillär gestreift und liegt an der äusseren Seite der Faser, während der gegen die Leibeshöhle gerichtete Theil der Faser aus indifferent gebliebenem — einen Kern einschliessenden Protoplasma gebildet wird. Daran reihen sich eigenthümliche Umgestaltungen der Fasern in rinnenförmige oder auch plattcylindrische Formen. Jede Faser stellt eine sehr tiefe, entweder als solche auslaufende oder gegen die Enden zu cylindrisch sich abschliessende Rinne vor, deren offener Theil immer gegen die Leibeshöhle gerichtet ist. Die Wandungen bestehen aus contractiler Substanz mit fibrillärer Zerklüftung. Den schmalen Raum der Rinne füllt Protoplasma und von den Rändern setzt sich eine zarte Membran in ein beutelförmiges Gebilde fort, welches von jeder Muskelfaser aus in die Leibeshöhle einragt, deren grösster Theil durch diese beutelförmigen Anhänge der Muskelfasern ausgefüllt wird. (Ascaris lumbricoïdes. Vergl. Fig. 50. *A*.) Von den Beuteln verlaufen schräge Stränge (Querfasern) zu den Medianlinien. Sie zeigen nicht selten eine fibrilläre Beschaffenheit, und sind als Nerven betrachtet worden. An einzelnen Stellen findet man sie deutlich als Muskelfibrillen. Wo die Beutel nicht entwickelt sind, treten diese Stränge an Fortsätze der Muskelfasern, die häufig in seitlich plattgedrückte Röhren übergehen. Beiderlei Zustände finden sich übrigens nicht nur innerhalb gleicher Gattungen, sondern sogar in allmählichem Uebergange an einem Individuum vor. Bei der letztaufgeführten Form der Muskelzellen liegt meist eine grössere Anzahl von Fasern im Muskelschlauche neben einander. Eine deutlich ausgesprochene Querstreifung besitzen die Muskelfasern der Chaetognathen wie jene der Tunicaten.

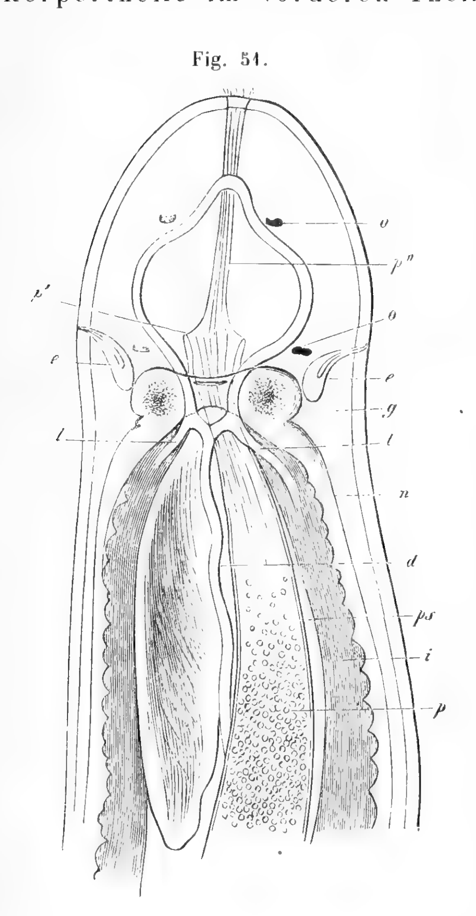
Nervensystem.

§ 110.

In der allgemeinen Anordnung des Nervensystems der Würmer zeigt sich die enge Beziehung dieses Apparates zu der gesammten Organisation. Centren und peripherische Theile verhalten sich einfach, wo der Körper nicht in Metameren getheilt ist, während sich bei einer

Gliederung des Körpers diese Erscheinung fast regelmässig auch für die Centralorgane des Nervensystems wiederholt. — Allen ist die Lagerung der wichtigsten Centralorgane im vordern Körpertheile meist in der Nähe des Anfangsstückes vom Darmcanal gemeinsam. Eine Differenzirung aus dem Ectoderm ist wenigstens für mehrere Abtheilungen nachgewiesen. Eine dorsale Medullarplatte sondert sich zu einem allmählich ins Innere des Körpers gelangenden Nervencentrum, welches mit der Ausbildung der hinteren Körpertheile im vorderen Theile, dem Kopfe, gelagert bleibt, und den Vorderdarm unter sich hat. Es versorgt stets die am Kopfe entfalteten Sinnesorgane, und entsendet Nervenstämme nach der Peripherie des Körpers, welche je nach der grössern oder geringern Länge des Körpers eine verschiedengradige Ausdehnung zeigen.

Fig. 51.



Nach dem näheren Verhalten dieser Längsnervenstämme lassen sich zwei Hauptformen des gesammten Nervensystems unterscheiden. Diese theilen sich wieder in Untergruppen, je nachdem den Längsstämmen centrale Elemente in regelmässiger Gruppirung eingelagert sind oder nicht.

Die erste dieser Abtheilungen wird durch die Plattwürmer vorgestellt, die zwei grössere durch eine Quercommissur zusammenhängende Ganglienmassen im vordern Theile des Körpers besitzen. Diese »Hirnganglien« bilden mit zwei davon ausgehenden Längsnervenstämmen den Haupttheil des Nervensystems, von dem feinere Verzweigungen nach

Fig. 51. Kopf einer Nemertine (Ommatoplea alba). *g* Centrales Nervensystem. *n* Seitenstämme. *o* Augenflecke. *p p' p''* Rüssel. *ps* Rüsselscheide. *i* Darm. *e* Seitenorgan. *d* Dorsaler, *l* lateraler Gefässstamm. (Nach Carm. M'Intosh.)

dem Hautmuskelschlauche, sowie nach inneren Organen verlaufen. Die Längsstämme folgen den Seitenrändern des Körpers und sind je nach der Breite desselben näher an einander gelagert oder weiter aus einander gerückt. Sowohl die dendrocölen Turbellarien als auch viele Trematoden zeigen diese lateralen Längsstämme nur wenig entwickelt, so dass sie von anderen, von den Hirnganglien entspringenden Nerven oft kaum unterscheidbar sind. Bei den rhabdocölen Turbellarien sind sie stärker, wenn auch nur auf kurze Strecken hin verfolgbar. Endlich sind sie bei den Nemertinen in der ganzen Länge des Körpers entwickelt, und stellen von den übrigen vom Gehirne ausgehenden Nervenzweigen leicht unterscheidbare Gebilde vor (Fig. 51. *g*). Dabei erhält auch das centrale Nervensystem eine bedeutendere Entfaltung, indem an jedem der beiden Ganglien einzelne grössere Abschnitte unterscheidbar werden. Die Commissur zwischen beiden Hälften des Nervencentrums wird von dem oben als Rüssel bezeichneten Organe durchsetzt. Während diese Längsstämme bei der Mehrzahl in ihrem Verlaufe genau dem Seitenrand des Körpers entsprechen (innerhalb der Muskelschichten gebettet), rücken sie bei andern (Oerstedia) an der ventralen Fläche näher an einander, sind bedeutend stärker und an den Abgangsstellen von Nervenzweigen durch Anschwellungen ausgezeichnet. Darin ergibt sich die erste Andeutung ventraler Ganglienbildungen.

§ 111.

Am nächsten den Plattwürmern stehen bezüglich des Nervensystems die Räderthiere. Als Centralorgan erscheint eine dem Schlund aufliegende, aber ihn niemals umgreifende Ganglienmasse, die zuweilen deutlich in seitliche Hälften getrennt ist. Von diesem Gehirn entspringen die peripherischen Nerven. Da diese nicht in Längsstämme gruppirt sind, so besteht hier die einfachste Form, die am meisten jener der Turbellarien sich anschliesst.

Auf derselben niederen Stufe erscheint noch das Nervensystem von Pedicellina, welches dem Magen aufgelagert keine Schlundringbildung eingeht.

Weiter gebildet stellt das Nervensystem der Bryozoën sich dar, dessen einzige Centralmasse als ein einfacher Ganglienknoten zwischen Mund und Analöffnung liegt und ausser starken Aesten an die Tentakel noch zwei Nerven um den Anfang der Speiseröhre zur Bildung eines Schlundringes entsendet. Wo das Nervensystem am genauesten bekannt ist, wie bei Alcyonella, ist der Schlundring zweifellos. Von dem seitlichen Theile der centralen Nervenmasse tritt ein lappenartiger Fortsatz in den Lophophor und entsendet wie auch der übrige Schlundring Nerven zu den Tentakeln.

Ausser diesem jedem Individuum zukommenden Nervensysteme ist

noch ein dem Stocke zukommendes Colonialnervensystem erkannt worden, welches in neuerer Zeit wieder in Abrede gestellt wird.

Am Nervensystem der Tunicaten findet sich wiederum ein dorsaler Nervenknoten, bei den Ascidien zwischen Eingangs- und Auswurfsöffnung gelagert. Ein Paar zarter Nervenstämmchen umfasst schleifenförmig die Eingangsöffnung wie eine Schlundringcommissur. Bei den schwimmenden Tunicaten liegt das Nervencentrum, durch nicht unbeträchtliche Grösse ausgezeichnet, zwar dorsal, aber entfernt von der Eingangsöffnung. Es lässt sich von jenem der Ascidien ableiten, sobald wir die geänderte Körperform mit in Betracht ziehen. Denken wir uns den bei Ascidien zwischen Eingangs- und Auswurfsöffnung liegenden Raum so vergrössert, dass beide Oeffnungen die Enden des nunmehr cylindrischen Körpers einnehmen, so wird das Ganglion eine ähnliche Lage erhalten, wie bei den Salpen. Die peripherischen Nerven strahlen in symmetrischer Anordnung vom Centralorgane aus, und finden ihre Verbreitung im Mantel wie in den Muskelreifen.

§ 112.

In eigenthümlicher Weise verhält sich das Nervensystem der Nemathelminthen, soweit darüber bis jetzt die Thatsachen festgestellt scheinen. Es besteht hier ein dem Schlunde aufgelagertes und ihn ringförmig umschliessendes Centralorgan, von dem sowohl nach vorne als nach hinten Nerven ausstrahlen. Dieser Vertheilung der Nerven entspricht die Gruppirung der Ganglienzellen des Schlundringes. Die von diesem nach vorne tretenden Nerven sind als sechs Faserzüge unterscheidbar. Zwei verlaufen in der Mitte der Seitenfelder und vier in der Richtung secundärer Medianlinien. Sowohl am Ursprunge als im Verlaufe der letzteren liegen Ganglienzellen. Die nach hinten verlaufenden Nerven bestehen aus einem dorsalen und einem ventralen, der entsprechenden Medianlinie entlang verlaufenden Stamme. Ausserdem gehen noch vom ventralen Theile des Schlundringes zwei nach hinten convergirende Stränge ab, die sich an einer Ganglienzellenmasse (G. cephalicum) vereinigen. Der Verlauf der Mediannerven zieht sich durch die Länge des Körpers. Beide schicken Fasern in die Matrix des Integumentes. Es ist ersichtlich, dass diese Anordnung zwar im Allgemeinen von den andern einfachen Formzuständen des Nervensystems der Würmer eine Modification darbietet, die aber so eigenthümlich ist, dass jede speciellere Vergleichung vorläufig ausgeschlossen wird.

Nicht minder isolirt steht das Nervensystem der Chätognathen in seinem Verhältniss zu dem der Nematoden, doch bieten sich hier schon bestimmtere Beziehungen zu den Anneliden dar. Zwei im Kopfe liegende Ganglien (Gehirnganglien) senden sowohl nach vorne Nervenstämmchen ab, als auch nach der Seite einen langen Verbindungsstrang

zu einem weit nach hinten liegenden ventralen Nervenknoten (Bauchganglion), von welchem zwei an den Seiten des Körpers nach hinten verlaufende Nervenstämmchen entspringen.

§ 113.

Das Nervensystem der Gephyreen entfernt sich von dem der Plattwürmer durch den vorhandenen Schlundring, der mit einem ventralen Längsstamme in Verbindung steht. Letzterer nähert sich dem »Bauchmarke« der übrigen Annulaten, ist aber von diesem dadurch nicht unwesentlich verschieden, dass er einen einzigen Strang bildet, der eine Verschmelzung aus zwei gesonderten Strängen nicht bestimmt erkennen lässt. Er liegt meist im Innern der Leibeshöhle, soll aber bei einzelnen auch ausserhalb der Muskelschichte dicht unter dem Integumente vorkommen (Priapulus). Der Schlundring besitzt eine dorsale Ganglienanschwellung, homolog dem »Hirn« der übrigen Würmer. Dieses bei Sipunculus und Sternaspis vorhandene, bei ersterem deutlich in zwei Hälften getheilte Ganglion fehlt bei Priapulus und Bonellia, wo vorwiegend faserige Elemente den Schlundring bilden. Dem Bauchstrange fehlen in der Regel gleichfalls Anhäufungen der Ganglienzellen zu besondern, einer Metamerenbildung entsprechenden Anschwellungen, nur bei Echiurus sind solche allerdings schwach ausgebildet vorhanden, und am Ende des Bauchstrangs ist in anderen Fällen (Sipunculus, Sternaspis) eine terminale, feine Fädchen aussendende Verdickung beobachtet.

Der Bauchstrang sendet nach beiden Seiten zahlreiche, häufig unregelmässig entspringende Fädchen als peripherische Nerven. Vom Schlundringe begeben sich solche auch auf den Darmcanal.

Bezüglich des Nervensystems der Acanthocephalen fehlt uns nähere Kenntniss. Ein kleines am Grunde der Rüsselscheide gelagertes »Ganglion« sendet nach verschiedenen Seiten Aeste ab, bedarf aber noch genauerer Untersuchung.

§ 114.

Aus dem Nervensysteme der Plattwürmer leitet sich das der höheren Würmer ab. Wie dort bereits Annäherungen der beiden Hauptstämme gegen die ventrale Medianlinie stattfanden, so ist auch bei den Ringelwürmern dieses Verhältniss, jedoch viel weiter entwickelt zu treffen. Die ventrale Näherung der beiden Längsnervenstämme ist in verschiedenem Grade ausgebildet, und durch die von der Metamerenbildung beherrschte Einlagerung von Ganglienzellen in bestimmten Abschnitten hebt sich der ganze Apparat zur Bedeutung eines Centralorgans empor. Ausser den oberen Schlundganglien haben wir also noch eine Reihe in den Verlauf der ventralen Längsstämme eingebetteter

Ganglien, die auch durch Quercommissuren mit einander verbunden sind, als Centraltheile des Nervensystems anzusehen. Diese stets unter dem Darmcanale verlaufende Folge von Ganglien bildet die »Bauchganglienkette«, oder das »Bauchmark«. Der aus den oberen Schlundganglien (Hirnganglien) hervorgehende Theil der primitiven Nervenstränge wird zu einer Commissur zwischen ersteren und der ventralen Ganglienkette.

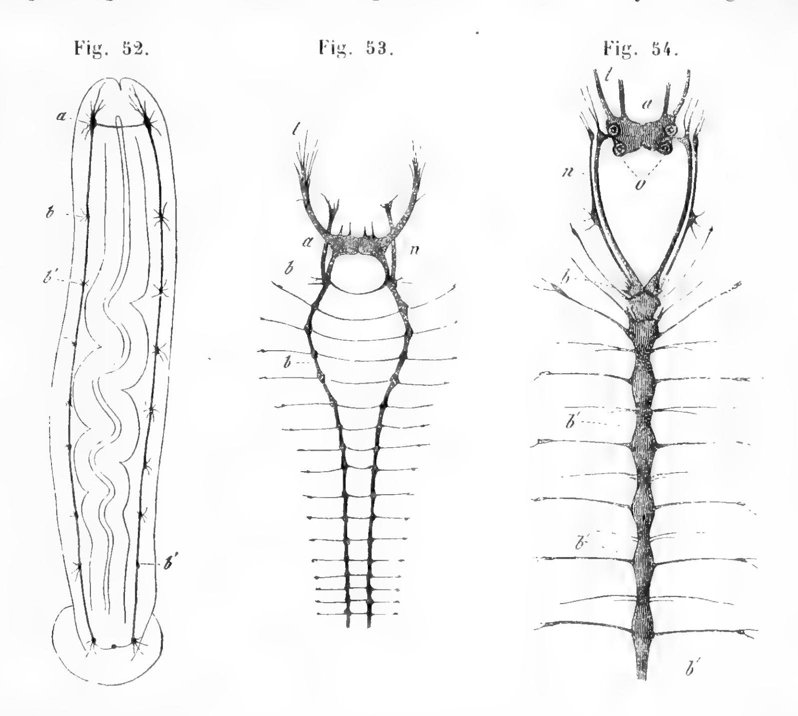
Die Ausbildung der einzelnen Abschnitte hinsichtlich des relativen Volums entspricht immer jener der von Nerven versorgten Organe. Die grösste Mannichfaltigkeit bieten in dieser Hinsicht die Hirnganglien dar. Je nachdem ein Apparat von Tastwerkzeugen oder anderen Sinnesorganen vorhanden oder nur gering entfaltet ist, oder gänzlich mangelt, zeigen sich auch die bezüglichen Ganglien als Ursprungsstätten jener Nerven auf verschiedenen Stufen der Ausbildung oder der Verkümmerung. Aehnliches gilt auch von den Ganglien der Bauchkette. Doch herrscht bei den Ringelwürmern der meist nur geringen Verschiedenartigkeit der Metameren entsprechend eine mehr gleichartige Beschaffenheit der ganzen Ganglienkette vor.

Sehr nahe an dem der Plattwürmer steht das Nervensystem der Onychophoren. Ein sehr entwickeltes eng verbundenes Paar oberer Schlundganglien schickt um den Mund herum seitliche Nervenstränge nach unten. Unterhalb des Schlundes sind sie einander genähert, treten alsdann als breitere Bänder eine Strecke weit divergirend an der Ventralfläche nach hinten, um den grössten Theil ihres Weges bis zum Hinterleibsende weit von einander getrennt zu verlaufen. Eine Vereinigung dieser Nervenstränge findet am Ende statt. In der ganzen Länge sind sie durch zahlreiche feine Quercommissuren, von denen die vordersten die deutlichsten sind, unter einander im Zusammenhang. Anschwellungen der Bauchstränge fehlen, und werden durch eine mehr gleichmässige Einlagerung von Ganglienzellen ersetzt. Damit entspricht dieses Verhalten einem indifferenteren Zustande der Bauchganglienkette, die aus einer Sonderung in den Längsstämmen vertheilter Ganglienzellen auf einzelne den Metameren entsprechende Parthieen hervorging.

§ 115.

Aehnliche wie bei Peripatus bestehende Querverbindungen der beiden Längsstränge der Bauchganglienkette werden für die Hirudineen wie Anneliden zu einem beständigen Charakter. Unter den Hirudineen macht nur Malacobdella eine Ausnahme, indem jedes der beiden Schlundganglien (Fig. 52. *a*) einen lateral verlaufenden Nervenstamm entspringen lässt, der nur am Körperende mit dem anderseitigen durch eine Quercommissur sich verbindet. Da die Schlundganglien durch eine einzige Commissur unter sich in Verbindung stehen, so wird damit ein an die Trematoden erinnernder Zustand ausgedrückt, indess

durch Einlagerung regelmässiger Ganglien (b, b') in die Seitenstränge der Anschluss an die übrigen Ringelwürmer bedingt ist. Andere Hirudineen scheinen nur in Jugendzuständen durch Entfernung der Längsstränge des Bauchmarks ausgezeichnet zu sein. Später lagern die



Längsstränge sehr nahe an einander und erscheinen als ein einziger Strang. Noch mehr genähert sind die Längscommissuren bei den Scoleinen, und unter den Chätopoden bei den Nereïden, Amphinomiden und Euniceen, doch ist in allen diesen Fällen keine wirkliche Verschmelzung, sondern nur eine nahe Aneinanderlegung gegeben, die durch das beide Nervenstränge umhüllende Neurilemma noch inniger scheint.

Bei den tubicolen Anneliden erhält sich die Trennung der ganglientragenden Längsstämme und besonders bei den Serpulen sind die Seitentheile der Ganglienkette vorne weit auseinandergerückt (vergl.

Fig. 52. Nervensystem von Malacobdella grossa. a Schlundganglien. b Erstes Ganglion der lateralen Nervenstämme, äquivalent dem unteren Schlundganglion der übrigen Würmer. b' Folgende Ganglien. (Nach Blanchard.)

Fig. 53. Nervensystem von Serpula contortuplicata. a Obere Schlundganglien. b Untere Schlundganglien. b' Bauchstrang. n Nerven für Mundtheile. t Antennennerven.

Fig. 54. Nervensystem von Nereis regia. o Augen, dem oberen Schlundganglion aufsitzend; die übrige Bezeichnung wie in Fig. 53. (Nach Quatrefages.)

Fig. 53). Mehr genähert sind die Stränge bei den Sabellen, ebenso bei den Hermellen, wo sogar der vordere Abschnitt des Bauchmarks viel kürzere Quercommissuren besitzt als der hintere. Daran schliessen sich endlich die Terebellen, bei denen nur am hintern Abschnitt noch Quercommissuren zwischen den Ganglien deutlich sind, indess der vordere die beiderseitigen Ganglien fast verschmolzen zeigt.

Bezüglich der Ganglien ist die Ausbildung und voluminösere Entwickelung der oberen Schlund- oder Hirnganglien im Gegensatze zu den niederen Würmern hervorzuheben. Sehr selten sind beide Hälften in einen einfachen Knoten verschmolzen, was z. B. bei Enchytraeus als eine Rückbildung sich ausnimmt. Ein Zerfallen in einzelne lappenförmige Abschnitte, bei den Nemertinen in einfacher Weise angedeutet, tritt in mannichfaltiger Gestaltung hervor. Häufig erscheinen die Lappen als kugelige Vorragungen, zuweilen fast wie gestielt. Die Hirnganglien sind dann Complexe kleinerer Ganglien. Ansehnliche Hirnganglien zeigen die Nereiden, Aphroditeen u. a. (Fig. 54. *a*).

Auch an den Ganglien des Bauchstranges macht sich eine theils durch voluminösere Ausbildung, theils durch Concrescenz auftretende Differenzirung bemerkbar. Bei den Hirudineen ist das erste Ganglion meist sehr ansehnlich, immer die übrigen an Grösse übertreffend, es entspricht einer grösseren Anzahl einzelner unter einander verschmolzener Ganglien, wie sowohl aus den es zusammensetzenden Abschnitten als auch aus den abtretenden Nervenästen zu ersehen ist. Ein ähnliches Verhalten kehrt am Ende des Bauchstranges der Hirudineen wieder, wo das dort vorhandene grössere, den Saugnapf versorgende Ganglion durch Verschmelzung mehrerer primitiven Ganglien (bis sieben bei Clepsine) hervorging, die ebensovielen den Saugnapf bildenden Metameren entsprechen. Diese Erscheinung des Näheraneinanderrückens (durch Verkürzung der Längscommissuren) einzelner Ganglien findet sich auch bei den Scoleinen, doch ist hier oft noch die Selbständigkeit der Theile an den einzelnen Quercommissuren deutlich erkennbar. Unter den Chätopoden liefern die Hermellen ein Beispiel, deren erste sieben Ganglien jederseits unmittelbar an einander gerückt sind. Die Ausdehnung der Längscommissuren wie die Zahl der Ganglien steht mit der Metamerenbildung in Verbindung. Sehr dicht stehen sie bei den schmalgeringelten Lumbricinen, so dass der ganze Bauchstrang eine dichte Folge von Anschwellungen und Einschnürungen darbietet. Noch mehr sind die Ganglien bei Clymene und bei Cirratulus an einander gerückt.

§ 116.

Gehirnganglien lassen vorzüglich die Nerven der höheren Sinnesorgane entspringen, und sind je nach der Ausbildung der letzteren in verschiedenem Maassstabe entwickelt. Vor allem sind die Fühlernerven sowie jene der Sehorgane hervorzuheben.

Die von der Bauchkette entspringenden Nerven treten in der Regel von den Ganglienanschwellungen ab; doch findet sich bei manchen Abtheilungen ein scheinbarer Ursprung von den Längscommissuren, wobei der Nerv immer auf das nächst vorliegende Ganglion zurückgeleitet werden kann. Solche Verhältnisse kommen vor bei Scoleinen, bei Siphonostomen, bei Aphrodite, sowie bei Nereïden (vergl. Fig. 54) u. a. Sehr häufig bilden die seitlichen Aeste des Bauchmarks kleine, meist an der Basis der Parapodien gelagerte Ganglien, von denen aus feinere Nervenverzweigungen ihren Ursprung nehmen (z. B. bei Nereiden). Diese Ganglien zeigen sich nicht selten unter einander durch Längscommissuren in Zusammenhang und daraus entsteht ein besonderer, dem Bauchnervenstrange coordinirter Abschnitt des Nervensystems (Pleione).

Eine ähnliche Differenzirung bieten die Eingeweidenerven. In den niederen Abtheilungen der Würmer treten Nerven von den oberen, einzigen Ganglien zum Darmcanale. Solche sind sowohl bei Turbellarien als bei Trematoden beobachtet. Bei den Anneliden erreichen diese Nerven nicht blos eine grössere Entfaltung, sondern erlangen durch Einlagerung von neuen Ganglien einen gewissen Grad von Selbständigkeit. Diesen dadurch zu einem besonderen Systeme von Eingeweidenerven sich gestaltenden Apparat theilt man in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Der erstere verbreitet sich auf den Mundtheilen, und ist besonders bei den mit protractilem Rüssel ausgestatteten Chätopoden (Phyllodoce, Glycera u. a.) ansehnlich entwickelt. Der hintere schwächere Abschnitt verläuft dagegen auf dem Darmrohre, bis jetzt nur bei den Hirudineen als unpaarer Darmnerv genauer bekannt. Beide Abschnitte müssen, unerachtet ihrer Verbreitung auf physiologisch zusammengehörenden Organen aus einander gehalten werden, denn der vordere Abschnitt verläuft zu willkürlich beweglichen Theilen, wogegen nur der hintere einem ächten Darmnervensystem entspricht, und in physiologischer Beziehung als sympathisches Nervensystem bezeichnet werden kann.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 117.

Die Sonderung der Sinneswerkzeuge tritt bei den Würmern auf eine höhere Stufe. Als Organe der Tastempfindung zeigt das Integument theils besondere Fortsatzbildungen, theils feinere Texturmodificationen, mit welchen der peripherische Nervenapparat in Verbindung steht. Gebilde letzterer Art sind die eigentlichen Tastorgane, während die gröberen Vorrichtungen, wie Fortsätze des Integumentes, nur deren Träger sind. Das Wesentliche dieser Organe besteht darin, dass sensible Nervenfasern mit modificirten Zellen des

Integumentes in Verbindung stehen, welche letztere in der Regel mit starren borstenähnlichen Fortsätzen (Tastborsten, Taststäbchen) über die Oberfläche des Integumentes vorragen. Da ein grosser Theil jener feinen starren Fortsätze bereits in seinem Zusammenhange mit Nerven erkannt ist (bei Räderthieren und Anneliden), dürfte es nicht allzu bedenklich sein, diese sehr verbreiteten Bildungen auch da als Tastorgane anzusprechen, wo der Nachweis des Zusammenhanges mit dem Nervensysteme noch nicht geliefert ist. Das trifft zumal für jene Abtheilungen, die auch der Erkenntniss der gröberen Verhältnisse des Nervensystems Schwierigkeiten darbieten.

Eine grosse Verbreitung zeigen jene Tastborsten unter den Turbellarien und Nemertinen, wo sie bald über den ganzen Körper vertheilt sind, bald am Kopftheile des Körpers eine Stätte reichlicher Verbindung finden. Sie treffen sich wieder bei Rotatorien; dann an den Tentakeln der Bryozoën, und bei den Annulaten; in beschränktem Maasse bei Hirudineen, von welchen einzelne wie z. B. Branchiobdella solche Tastborsten am Kopfsegmente aufweisen; ähnlich auch bei einigen Lumbricinen; in grösserer Verbreitung kommen sie bei den Chätopoden vor. Als Sitz erscheinen bei den Chätopoden sowohl die eigentlichen Fühler und Taster (Fig. 44) als auch die als Cirren bezeichneten Anhänge der Parapodien, sowie die aus Modificationen dieser Cirren hervorgegangenen Gebilde (vergl. § 101.) Diese werden durch reichliche Ausstattung mit jenen Endapparaten sensibler Nerven zu complicirteren Tastorganen die durch ihre Beweglichkeit auf eine höhere Stufe treten.

Eine besondere Complication der Taststäbchen findet sich bei einigen Hirudineen, wo Gruppen jener Gebilde im Grunde becherförmiger Organe eingebettet sind. Solche finden sich am Kopfe in grösserer Anzahl, vereinzelt an den hinteren Körperringen. Die Anordnung der empfindenden Theile in Vertiefungen der Körperoberfläche begründet die Meinung, dass man es hier keineswegs mit einem speciellen Tastapparat, sondern mit einem Sinnesorgane allgemeiner Natur zu thun habe.

Einen geringeren Differenzirungsgrad als die Taststäbchen oder Tastborsten darstellen, besitzen die Tastpapillen. Sie kommen da zur Ausbildung, wo der Körper von einer stärkeren Cuticularschichte bedeckt wird, und bestehen in konischen oder warzenförmigen Erhebungen der Cuticularschichte, welche hier von einem Porencanale durchsetzt wird. In letzteren findet sich eine Nervenfaser eingebettet. Wir finden solche Tastpapillen bei Nematoden theils in der Nähe der Mundöffnung, theils um die Genitalöffnung, meist in regelmässiger Gruppirung.

§ 118.

Bezüglich ihrer Function wenig sicher bestimmbare, aber wohl den Sinnesorganen beizuzählende Organe bilden wimperntragende, oder sonst durch Eigenthümlichkeiten des Epithels ausgezeichnete Stellen

des Körpers, wie die Kopfgruben mancher Nemertinen, die ähnlich auch bei Polygordius vorkommen. Vielleicht darf auch der im Rüssel von Balanoglossus vorgestellte Apparat hierher gezählt werden. Ob diese Organe der Wahrnehmung von Zuständen des umgebenden Mediums dienen und nach Analogie von Riechorganen fungiren, ist ungewiss.

Sehorgane.

§ 119.

Die Sehorgane der Würmer liefern zahlreiche Beispiele für allmähliche Hervorbildung eines Organes aus indifferentem Zustande. Bei vielen niederen Würmern: Turbellarien, Trematoden, Nemertinen und Räderthieren finden wir an der Stelle, wo Andere deutlicher entwickelte Augen besitzen, oft nur Pigmentflecke symmetrisch geordnet entweder unmittelbar dem Gehirne aufsitzend, oder doch in der Nähe desselben. Ueber die Endigungsweise der Nerven dieser Organe ist nichts bekannt, daher ist es ungewiss, ob solche »Augenflecke« als lichtempfindende Apparate gedeutet werden dürfen.

Bestimmter gestaltet sich unser Urtheil für jene Fälle, wo das Pigment für eigenthümliche Endapparate sensibler Nerven nur eine Hülle abgiebt. Diese Gebilde erscheinen als eigenthümlich modificirte Zellen, die entweder einzeln oder in Gruppen das Pigment durchsetzen und nach Analogie des Verhaltens derselben Gebilde im genauer gekannten Arthropoden-Auge, wohl ohne Zweifel mit Nerven in unmittelbarer Verbindung stehen. Es sind die sogenannten Krystallstäbchen, oder Krystallkegel.

Solche Augen finden wir unter den Plattwürmern in ziemlicher Verbreitung bei den Turbellarien, (Arten von Mesostomum und Vortex) in der Regel zu zweien auf der oberen Fläche des Kopfes. Viele Seeplanarien besitzen an derselben Stelle eine grössere Anzahl regelmässig angeordneter circumscripter Pigmentflecke, von denen ein Theil gleichfalls einen Krystallkörper umschliesst. Sehr häufig zeigen sich diese Augen frühzeitig beim Embryo als Pigmentflecke, und so erscheinen sie auch bei vielen Trematodenlarven, deren manche jedoch auch deutliche Krystallkörper erkennen lassen (Amphistoma subclavatum, Monostomum mutabile). Bei den entoparasitischen Formen dieser Abtheilung gehen die Sehorgane verloren, indess sie bei manchen ektoparasitischen Trematoden (Dactylogyrus) fortbestehen. Den Cestoden fehlen sie in jedem Zustande, wenn man nicht Einzelnen zukommende, hinter den Saugnäpfen liegende, rothe Pigmentflecke als Rudimente solcher Organe ansehen will.

Bei den Nemertinen, wo Augenflecke nicht selten vorkommen, sind wahre Augen nur in wenigen Fällen beobachtet (Polia coronata, Nemertes antonina). Augenflecke und wahre Augen einfacher Form

finden sich bei frei lebenden Nematoden (Enoplus) auf dem Schlundringe, indess sie den parasitischen bis auf wenige Ausnahmen mangeln, so dass auch hier die Rückbildung der Sinneswerkzeuge mit dem Parasitismus einhergeht.

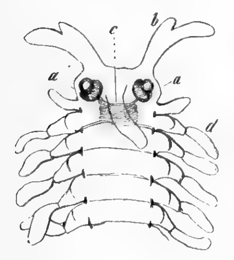
In unmittelbarer Auflagerung auf dem Gehirne treffen wir die Sehorgane bei den Räderthieren. Zwei an einander gerückte Pigmentflecke enthalten je ein Krystallstäbchen, welches bei nicht selten völliger Verschmelzung der Augen zu Einem einfach ist. Andere tragen da nur einen Pigmentfleck. Solche Flecke finden wir auch bei Tunicaten, so z. B. bei vielen Ascidien, wo sie an der Eingangs- und Auswurfsöffnung als »Ocelli« gruppirt sind. Doch fehlt der Nachweis einer Beziehung zum Nervenapparate ebenso wie für die Pigmentflecke am Nervencentrum der schwimmenden Tunicaten. Dagegen finden sich bei manchen Ascidienlarven sehr entwickelte Sehorgane vor.

Durch eine grössere Anzahl von radiär gestellten Krystallkegeln ist das complicirtere Augenpaar von Sagitta ausgezeichnet, und damit treffen sich schon Verhältnisse, die an die Annulaten erinnern.

§ 120.

Unter den Annulaten nehmen die Sehorgane der Hirudineen die niederste Stufe ein. Die bei vielen vorhandenen Augen liegen wie bei den Plattwürmern oberflächlich am Kopftheile des Körpers, und sind, wie dort, meist in grösserer Anzahl symmetrisch vertheilt. In ihrem Baue stimmen sie mit den bei den Tastorganen erwähnten becherförmigen Gebilden so merkwürdig überein, dass hier ein Zustand gegeben zu sein scheint, wo ein specifisches Sinnesorgan sich aus den indifferenteren, im Integument entstandenen Empfindungsorganen hervorbildet.

Fig. 55.



Unter den Anneliden finden wir die Augen bei den Chätopoden meist unter dem Integumente geborgen dem Gehirnganglion aufgelagert, zu zweien oder zu vieren, selten kommt noch ein unpaares Auge vor. Meist ist ein Paar ansehnlicher ausgebildet, das zweite Paar häufig auf einen Pigmentfleck reducirt. In bedeutenderer Entwickelung treten diese Sehorgane mehr an die Oberfläche des Integumentes (Sylliden, Nereiden) (Fig. 55. *a*) und können eine grössere Complication des Baues erreichen, durch die sie von den Augen Nächstverwandter weit sich entfernen (Alciopa). Wie die Mehrzahl der im Dunkeln lebenden Scoleinen der Augen gänzlich entbehrt, so erleiden diese Organe eine Rückbildung bei den Tubicolen unter den Chäto-

Fig. 55. Kopf mit den vordersten Segmenten einer Myrianida. *a* Augen, *b* Fühler. *c* Unpaarer Stirnfühler. *d* Cirren.

poden. Die bei den Larven oder auch noch später vorhandenen Sehorgane schwinden mit dem Uebergange in die festsitzende Lebensweise, oder werden durch blosse Pigmentflecke repräsentirt. Als ein Anpassungszustand anderer Art erscheint bei gewissen Sabelliden (Branchiomma) die Ausbildung von Sehwerkzeugen an den Kiemenbüscheln des Kopfes, wo sie entweder in vielfacher Zahl die Fiederäste der Kiemenfäden besetzen oder auch nur terminal angebracht sind. Eine ähnliche von der ursprünglichen Stätte abweichende Lagerung findet sich übrigens auch noch bei anderen Anneliden. Bei manchen sollen, wie am Kopfsegmente, auch an dem Hinterende des Körpers Augen vorkommen, und endlich zeigt die Gattung Polyophthalmus ausser den Augen am Kopfe noch je ein Augenpaar an jedem Metamer. In diesem Verhalten liegt nicht blos ein für die Würdigung der Metameren wichtiger Umstand, sondern es geht daraus auch bei Würmern die geringe Beständigkeit jener Sinnesorgane hervor, die bald da bald dort sich differenziren, und auch in ihren ererbten Formen häufig sich rückbilden.

Hörorgane.

§ 121.

Als Hörorgane sprechen wir bei den Würmern Organe an, die ähnlich wie bei den Cölenteraten aus einer bläschenförmigen Kapsel bestehen, in der ein festes grösseres Concrement, oder ein Haufen kleinerer sich vorfindet. Nicht selten ist die Kapselwand mit Cilien ausgekleidet, wie aus den zitternden Bewegungen der »Gehörsteinchen« (Otolithen) zu ersehen. Die Schwierigkeit des Nachweises von Nervenverzweigungen bei niederen Würmern — und gerade bei diesen sind jene Organe am meisten verbreitet —, hat den nothwendigen Zusammenhang dieser Organe mit dem Nervensysteme vielfach noch vermissen lassen.

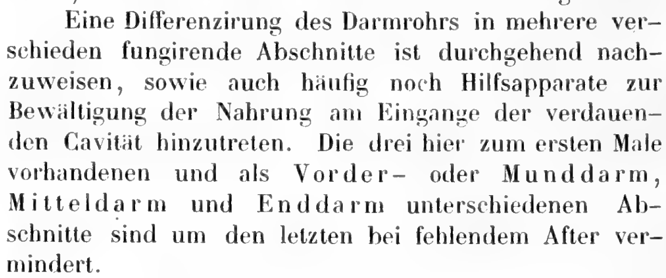
Meist unpaar treten diese Gehörbläschen bei den Turbellarien (Rhabdocölen) auf, Arten von Monocelis, Convoluta, Proporus, Derostomum. Sie liegen meist dicht an den Hirnganglien, und finden sich in der Regel bei solchen Gattungen, die der Augen oder Augenflecke entbehren. Bei den Nemertinen sind sie nur in einzelnen Fällen beobachtet (Oerstedia). Bei den übrigen Plattwürmern scheinen solche Gehörbläschen nicht verbreitet zu sein, und ebenso fehlen sie den Nematoden.

Erst bei den Anneliden finden sie sich wieder, und zwar paarig, in der Regel an den Seiten des Gehirns. (Arenicola, Fabricia, Amphiglene u. a.). — Unpaar und in asymmetrischer Lagerung kommt ein Hörbläschen auch den Tunicaten (Doliolum, Appendicularia) zu.

Darmcanal.

§ 122.

Der Darmcanal der Würmer bildet einen entweder in das Parenchym des Körpers eingebetteten oder, bei vorhandener Leibeshöhle in letzterer gelagerten Schlauch, der sich im allgemeinen der Leibesform angepasst zeigt. Die Mundöffnung liegt in der Regel am Vorderende des Körpers, immer an der ventralen Fläche. Wo ein After vorhanden, ist dieser meist am hinteren Körpertheile, und zwar bald ventral bald dorsal angebracht.


Eine Differenzirung des Darmrohrs in mehrere verschieden fungirende Abschnitte ist durchgehend nachzuweisen, sowie auch häufig noch Hilfsapparate zur Bewältigung der Nahrung am Eingange der verdauenden Cavität hinzutreten. Die drei hier zum ersten Male vorhandenen und als Vorder- oder Munddarm, Mitteldarm und Enddarm unterschiedenen Abschnitte sind um den letzten bei fehlendem After vermindert.

Die primitive Darmform knüpft an die in der Gastrulaform (§ 28) gegebenen Verhältnisse an. Sie erscheint bei Allen in der embryonalen Anlage des Organismus, unter den niederen Würmern auch bleibend, mit nur wenigen Complicationen durch eine blindsackartige Höhlung gebildet, die nur an einer Stelle auf die Oberfläche sich öffnet. Diese Oeffnung dient zur Aufnahme der Nahrung, aber auch zur Entfernung der unverdauten Reste, ist also Mund und After zugleich. Diese Einrichtung findet sich unter den Plattwürmern verbreitet, wo sie bei den Trematoden das ausschliessliche, bei den Turbellarien das vorherrschende Verhalten bildet. Die rhabdocölen Turbellarien zeigen den Darmcanal als einen nur in seinem vorderem Abschnitte deutlich gesonderten, durch den Körper sich erstreckenden einfachen Blindschlauch. Die einfache Mundöffnung bietet eine veränderliche Lage, sie kann am vorderen Körpertheile oder gegen die Mitte der Bauchfläche hin, endlich sogar am hintern Abschnitte angebracht sein und führt in einen, nur wenigen

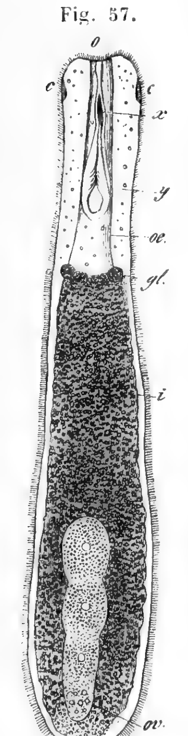


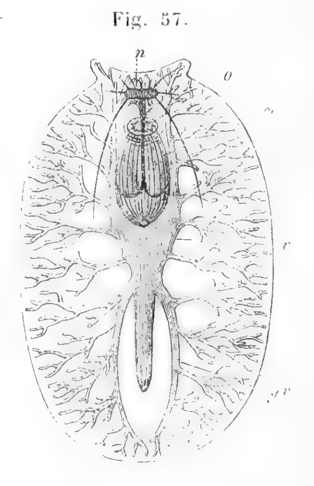
Fig. 57. *Prorhynchus fluviatilis.* *o* Mund. *oe* Schlund, rüsselartig vorstreckbar. *i* Darm. *gl* Drüsen, die in den Darm münden. *c* Wimpergruben. *x* Stachel in dem über dem Schlunde gelegenen Organe, das bei *y* blindsackartig endet. *ov* Ovarium, nach vorn zu mit einigen auf verschiedenen Entwickelungsstadien befindlichen Eiern.

fehlenden muskulösen Schlundkopf (Schizostomeen), der in vielen Fällen protractil erscheint. Es bildet den am deutlichsten ausgeprägten in vielen Modificationen durch die meisten Abtheilungen der Würmer verfolgbaren Abschnitt des Darmschlauches.

§ 123.

Bei den dendrocölen Turbellarien ist der Darm der breiten Körperform angepasst. Die Mundöffnung (Fig. 57. *o*) lagert ventral oft nahe an der Mitte. Der muskulöse Schlund (*p*) zeigt sich häufig in ein rüsselförmiges Gebilde von bedeutender Ausdehnungsfähigkeit umgewandelt. Er führt in eine, die Mitte des Körpers einnehmende Darmhöhle (*v*), die sich in vielfache gegen den Rand des platten Körpers verlaufende Aeste verzweigt, durch deren Verbindungen unter einander ein förmliches Maschenwerk entstehen kann (Thysanozoon). Durch die offene Communication der Zweige mit der Centralhöhle wird der Chymus im Körper vertheilt, und damit tritt der Darmcanal in die Function eines Gefässystems über.

Fig. 57.



Eine ähnliche Verzweigung des Darmschlauches ist bei vielen Trematoden vorhanden. Der Darm beginnt mit einer meist am vordern Körpertheile gelagerten Mundöffnung, an welcher häufig Saugnapfbildungen vorkommen (Fig. 58. *s*), und darauf folgt wiederum ein muskulöser Schlundkopf (*b*), von welchem der eigentliche Darm entspringt. Dieser besteht in der einfachsten Form als ein Blindsack (Aspidogaster, Gasterostomum) und entspricht darin einer niederen Bildungsstufe, welche bei vielen Trematoden während gewisser Stadien ihres Entwickelungscyclus (in der Radienform) vorwaltet. Bei weiterer Differenzirung theilt sich der Darm häufig in zwei Aeste, die nach hinten verlaufend entweder wieder mit zahlreich getheilten Zweigen in den Körper ausstrahlen (Distoma hepaticum) oder einfache Blindsäcke (*c*) vorstellen (Distoma flavescens, D. lanceolatum). Durch eine zweite Vereinigung der beiden Darmäste kommt eine Bildung zu Stande, wie sie auch bei einigen Planarien besteht. Dass auch bei den Trematoden die Verzweigung des Darms nur auf eine Verbreitung des Tractes im Körper und nicht auf die Bildung heteronomer Abschnitte hinausläuft, ist sowohl

Fig. 57. Verdauungsapparat von Eurylepta sanguinolenta. *o* Mund. *p* Pharynx. *v* Magen. *gv* Verzweigungen der verdauenden Cavität. *n* Nervenknoten (Gehirn). Nach QUATREFAGES.

aus dem gleichartigen Baue wie aus den gleichartigen Contentis ersichtlich.

Gänzliche Rückbildungen des Darmes erklären sich aus Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse, wobei dann die Ernährung wohl auf endosmotischem Wege durch das Integument erfolgt. Diese durch den Parasitismus eingeleitete Erscheinung erreicht in der Sporocystenform den höchsten Grad. Der Mangel des Darmcanals wird endlich bei den Cestoden zur Regel, wo der Darm selbst nicht einmal vorübergehend erscheint. Auf ähnliche Weise — durch Parasitismus — ist wohl auch den Acanthocephalen der Darm gänzlich verloren gegangen.

Fig. 58.

Den durch den Mangel einer Afteröffnung als niedere Zustände sich kundgebenden Formen des Darmrohrs stellen sich durch den Besitz eines Afters ausgezeichnete Formen schon unter den Plattwürmern gegenüber. Hieher gehören von den rhabdocölen Turbellarien die Microstomeen, dann die Nemertinen, deren Darmrohr in ziemlich gleichmässiger Gestaltung mit einer länglichen, hinter dem centralen Nervensysteme liegenden ventralen Mundöffnung beginnt. Ein muskulöser, meist nur wenig entwickelter Schlund führt in den seitlich vielfach ausgebuchteten Darmschlauch. Dieser füllt zum grössten Theile die Leibeshöhle, an deren Wandungen er durch Muskelfäden befestigt wird. Seitliche Ausbuchtungen des Darmrohrs besitzen zuweilen eine regelmässige, auf Beginn einer Metamerenbildung deutende Anordnung.

§ 124.

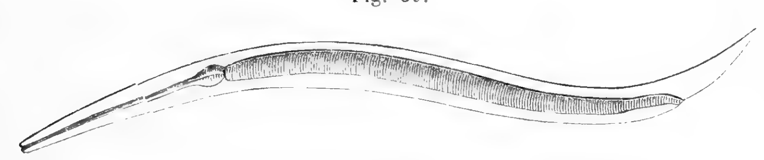
Bei den Nemathelminthen kommt zu den unter den Plattwürmern unterschiedenen Darmtheilen bei dem Vorhandensein eines Afters noch ein dritter Abschnitt, der Enddarm, hinzu. Entsprechend der Körperform bildet der Darmcanal ein langes, den Körper durchziehendes Rohr, das in der Mitte des vordern Körperendes mit dem Munde beginnt, und näher oder entfernter vom Schwanzende mit einer ventral gelegenen Analöffnung abschliesst. Am Schlunde treffen wir mehrfache Differenzirungen. Der vorderste Abschnitt (Mundhöhle oder Speiseröhre) stellt einen engen Canal vor, dessen Wände nach hinten allmählich in einen dickwandigen Schlundkopf (Fig. 59) übergehen. Dieser ist vom übrigen Darme deutlich abgesetzt, und durch eine Muskulatur ausgezeichnet, die ihn als Saugapparat wirken lässt. Die vom Munde her diesen Abschnitt auskleidende Chitinschichte bildet nicht selten leistenförmige

Fig. 58. Darmcanal von Distoma flavescens. *o* Mundöffnung von einem Saugnapfe *s* umgeben. *s'* Bauchnapf. *c* Muskulöser Abschnitt des Oesophagus, als Pharynx erscheinend. *c* Gabelförmig getheilter Darmschlauch.

Vorsprünge oder zahnartige Gebilde. Der auf den Schlund folgende Mitteldarm (Chylusmagen), in der Regel der ansehnlichste Abschnitt, zeigt einfache, häufig nur durch eine Zellenschichte gebildete Wandungen die bei einzelnen (Heterakis vesicularis, Oxyuris vermicularis) stellenweise mit einem Muskelbeleg von Ringfasernetzen versehen ist. Eine



Fig. 59.



Cuticularschichte lagert ziemlich allgemein aussen auf dem Epithel, und auch eine innere von Porencanälen durchsetzte Cuticula scheint verbreitet zu sein. Bei manchen bildet der Mitteldarm an seinem vorderen Abschnitte eine blindsackartige Ausbuchtung. Durch seitlich verlaufende Faserstränge wird dieser Darm an die Leibeswand, in der Regel längs den Seitenlinien befestigt. Der aus dem Mitteldarm hervorgehende Enddarm ist der kürzeste Theil des gesammten Canals, vom vorhergehenden Abschnitte auch durch grössere Enge unterschieden.

Bei den Gordiaceen ist der Darmcanal nur in den endoparasitischen Jugendzuständen ausgebildet, und erliegt mit der Ausbildung der Geschlechtsorgane einer regressiven Metamorphose. Bei Gordius soll sogar die Mundöffnung schwinden.

Die Chätognathen reihen sich bezüglich des Darmcanals in manchen Puncten an die Rundwürmer an, allein die Verbindung des Darms mit der Leibeswand geschieht auf eine andere Weise, nämlich in der dorsalen und ventralen Medianlinie. Borstenartige reihenweise zur Seite der Mundöffnung stehende Haken dienen als Greiforgane.

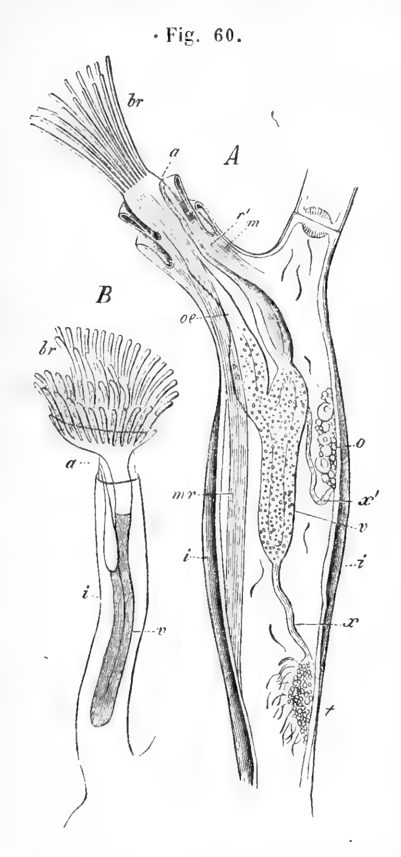
§ 125.

Mit einer scharfen Sonderung in die drei primitiven Abschnitte verbinden sich bei den Bryozoën höchst einfache Zustände der Ernährungsorgane. Die von den Tentakeln umstellte, oder doch in Mitte des dieselben tragenden Lappen gelagerte Mundöffnung wird bei einer Abtheilung (Phylactolaemata) von einem beweglichen Vorsprunge — dem Epistom — überragt. Von da führt sie gerade abwärts in ein Munddarmstück (Fig. 60. *A. oe*), welches bei einigen erweitert, oder auch an einer Stelle durch Bildung zahnartiger Vorsprünge in einen Kaumagen umgewandelt ist (Bowerbankia, Vesicularia). Von dem noch

Fig. 59. Darmcanal eines Nematoden (Schema).

mit Cilien bekleideten Munddarm setzt sich der zweite Abschnitt durch eine Einschnürung als Mitteldarm (*v*) ab. Dieser fungirt als Magen, und bildet einen meist weit in die Leibeshöhle hinabsteigenden Blindsack. Eingangs- und Ausgangsöffnung dieses Magens liegen meist nahe bei einander. Aus einer Verengung des etwas tiefer gelegenen Pylorustheiles setzt sich der Enddarm, neben dem Munddarm empor steigend, zum After (*B. a*) fort, der zwar der Mundöffnung nahe, aber immer unter und ausserhalb des Tentakelkranzes gelagert ist. Zuweilen bietet auch der Enddarm noch eine Erweiterung dar (Flustra).

Fig. 60.



Als accessorische Organe der Ernährung fungiren die wimpernden Tentakel, durch welche den festsitzenden Thieren mit dem wechselnden Wasser Nahrung zugeführt wird.

Bei den Pedicellinen sind dieselben Abschnitte unterscheidbar, wie bei den ächten Bryozoën, allein der Magen entbehrt des Blindsackes.

Der Darmcanal der Räderthiere bietet einestheils noch Anschlüsse an niedere Zustände, indem er bei fehlendem Enddarm (bei Arten von Notommata) nur aus dem Mund- und Mitteldarm besteht, andrerseits werden aber auch Einrichtungen getroffen, welchen wir eine höhere Stellung einräumen müssen. Der Munddarm ist nämlich an seinem vordersten Abschnitte durch den Besitz von Kauwerkzeugen ausgezeichnet, welche durch seitlich gegeneinander gerichtete mit Zahnleisten u. dergl. versehene Chitinbildungen vorgestellt sind (Fig. 68. *m*). Er beginnt mit dem unter dem Wimpersegel liegenden Munde, und ist von dem (gewöhnlich als »Magen« bezeichneten) Mitteldarm durch geringere Weite unterschieden. Wo aus dem Mitteldarm noch ein Enddarm sich fortsetzt, begiebt sich dieser zur Dorsalfläche des Körpers, um in einen

Fig. 60. Organisation von Bryozoën. *A* Plumatella fruticosa. *B* Paludicella Ehrenbergi. *br* Tentakelförmige Kiemen. *oe* Munddarm. *v* Magen. *r* Enddarm. *a* Afteröffnung. *i* Körperhülle (Gehäuse). *x* Hinterer, *x'* vorderer Strang, an deren Insertion an der Körperwand die Geschlechtsproducte sich entwickeln. *t* Hoden. *o* Ovarium. *m* Rückziehmuskel des vorderen Abschnittes der Körperhülle. *mr* Hauptrückziehmuskel. (Nach Allman.)

mit der Ausmündung des Excretions- und Geschlechtsapparates gemeinschaftlichen Raum, die Cloake, sich zu öffnen, eine Eigenthümlichkeit, welche wenig Anschlüsse an andre Abtheilungen darbietet.

§ 126.

Die Metamerie des Körpers der höheren Würmer beeinflusst das Verhalten des Darmrohrs, doch zeigen sich hier auch mancherlei andere Differenzirungen, die aus Anpassungen an eine veränderte Lebensweise hervorgingen. Die erste Anlage des Darmcanals ist eine blindsackförmige Einstülpung. Der afterlose bei den meisten Plattwürmern persistente Zustand wird also hier in einem frühern Entwickelungsstadium durchlaufen. In engerem Anschlusse an die Plattwürmer erscheint der Darmcanal der Onychophoren, an dessen Schlundstück zwei Abschnitte, ein vorderer weiterer und ein hinterer engerer, ausgebildet sind. Der Mitteldarm bildet ein einfaches, in einen kurzen engen Enddarm fortgesetztes Rohr. So verhält sich der Mitteldarm auch bei manchen Hirudineen (Malacobdella), während der bei einigen protractile Schlund grössere Complicationen ergibt, bei andern in Bewaffnung des Einganges mit Chitinleisten, Anfänge von Kieferbildungen aufweist. Bei der Mehrzahl dagegen ist der Mitteldarm mit taschenartigen, bei Clepsine sogar verzweigten Ausbuchtungen besetzt (Fig. 61), von welchen die beiden letzten zuweilen als längere Blindschläuche (Fig. 61. *c*) an dem engern Enddarme bis ans Körperende hinablaufen (Clepsine, Haemopis). Diese sind die einzigen Cöcalbildungen am Darme von Aulacostomum. Bei anderen sind die Blindsäcke nur durch Einschnürungen angedeutet. In allen Fällen entsprechen diese Einrichtungen der auch am Nervenstrange ausgedrückten Metamerenbildung.

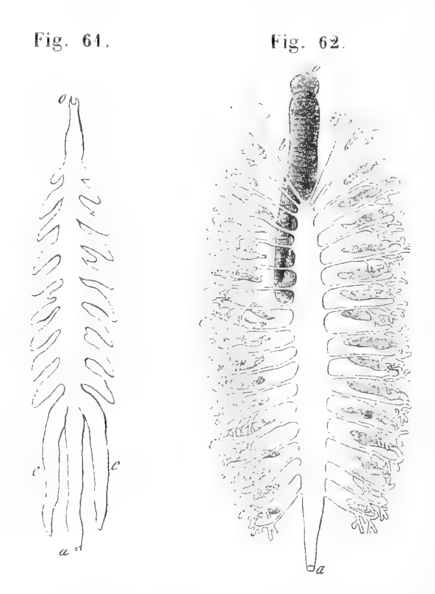
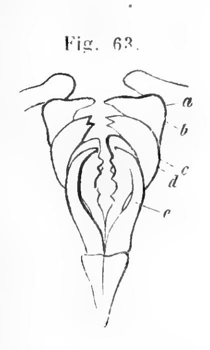


Fig. 61. Darmcanal von Sanguisuga. *o* Schlund. *c* hinteres Blinddarmpaar. *a* Analöffnung.

Fig. 62. Darmcanal von Aphrodite. *o* vorderer Theil. *b* mittlerer (muskulöser) Theil des Munddarmes. *c* verzweigte Cöcalanhänge des Mitteldarms. *a* Analöffnung.

Eine Trennung des Munddarms in mehrere oft sehr verschiedene Abschnitte herrscht fast durchgehends bei den Anneliden. Ein mittlerer Abschnitt macht sich durch stärkeren Muskelbeleg bemerkbar, und wird vom Mitteldarm durch ein bald längeres, bald kürzeres Stück getrennt. Unter den Scoleinen ist der auch als »Muskelmagen« oder muskulöser Abschnitt des Pharynx bezeichnete Theil sehr mächtig entwickelt (Lumbricus). Er nimmt hier das Ende des Munddarmes ein. Weiter gegen die Mitte des letzteren findet er sich bei den meisten Chätopoden, häufig mit einem Besatz von Zähnchen, die wie Kiefer gegen einander wirken. Bald ist nur ein Paar solcher Kieferstücke vorhanden (Fig. 44. *m*), bald bestehen mehrere Paare, die wieder im Einzelnen sehr von einander verschieden sind, und einen complicirten Apparat (Fig. 63) zusammensetzen. Sehr mächtig ist dieser Abschnitt bei den Aphroditeen entwickelt. Er kann wie bei noch vielen anderen Raubanneliden (Phyllodoce, Glycera u. a.) hervorgestreckt werden, wobei der vordere sich umstülpende Abschnitt an die Aussenfläche des »Rüssels« zu liegen kommt.

Fig. 63.



Der vordere muskulöse Abschnitt des Munddarms ist, wo er hervorstreckbar ist, durch Länge ausgezeichnet. Die ganze Einrichtung ist rückgebildet bei den Tubicolen, wozu bereits Arenicola den Uebergang zeigt. Der dritte Abschnitt des Munddarms ist bei den Scoleinen wenig ausgebildet, mehr bei den Chätopoden, bei denen er häufig mit ein paar Blinddärmen besetzt erscheint (Syllis, Arenicola).

Der Mitteldarm bildet den grössten und auch den gleichmässigsten Abschnitt des gesammten Darmrohrs. Er verläuft meist ganz gerade, seltener in Windungen oder Schlingen gelegt. Indem von der Leibeswand her muskulöse Lamellen oder auch einzelne Fäden von der Grenze der einzelnen Metameren an ihn herantreten, wird er nicht nur dadurch befestigt, sondern auch in einzelne den letzteren entsprechende häufig ausgebuchtete Abschnitte gegliedert. Solche Ausbuchtungen sind in der Familie der Aphroditeen, ähnlich wie bei den Hirudineen, zu grösseren Anhängen entwickelt, die sogar wiederholte Verzweigungen darbieten können (Fig. 62. *c*).

Einen meist kurzen, nur bei Tubicolen und bei Arenicola ansehnlicheren Abschnitt stellt der Enddarm vor, der selten eine mittlere Erweiterung besitzt und meist ohne scharfe Grenze aus dem Mitteldarme sich zur Analöffnung fortsetzt.

Mit dem Verhalten des Anneliden-Darmrohrs stimmt das von My-

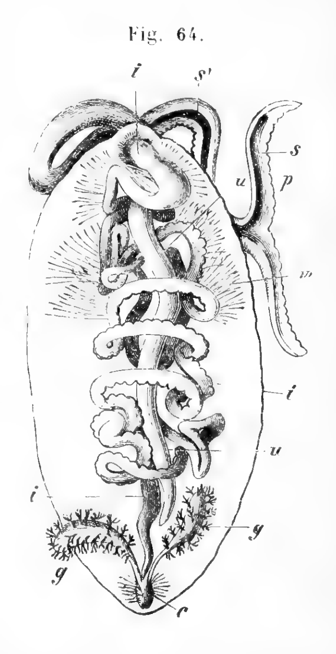
Fig. 63. Kieferapparat einer Eunicee (Lysidice). *a—e* Paare von Kiefertheilen. (Nach MILNE-EDWARDS.)

zostoma überein. Der Munddarm wird durch einen langen protractilen Rüssel vorgestellt, der in einen erweiterten Mitteldarm leitet, von welchem aus sich ein engerer Enddarm zur Afteröffnung begibt. Verästelte Blindsäcke sind von beiden Seiten des Mitteldarms aus durch den Leib verbreitet.

§ 127.

Bei den Gephyreen erscheinen die drei für den Darmcanal der Würmer wichtigen Abschnitte meist nur während der Jugendzustände deutlich; bei einzelnen auch noch später (Priapulus), während bei anderen mit dem Auswachsen des Darmrohrs in die Länge die Sonderung weniger bemerkbar ist. Es bildet dann meist ein den Körper mehrfach an Länge übertreffendes Rohr, mit nur geringen Verschiedenheiten des Durchmessers. Es ist entweder in mehrfache zum Theil spiralig gewundene Längsschlingen gelegt, und dann findet sich der After an der Rückenfläche des Thieres (Sipunculus, Phascolosoma), oder der Darm (Fig. 64. *i*) steigt ohne bedeutende Längsschlingen mit vielen kürzeren Windungen zum Hinterleibsende hinab, um in den dort befindlichen After überzugehen (Echiurus, Bonellia). Während die letzteren durch die aborale Lage des Afters mit den meisten übrigen Würmern übereinstimmen, scheinen die Sipunculiden sich weiter davon zu entfernen. Es liegt aber in der That hier nur eine Weiterbildung der auch sonst bei Würmern verbreiteten dorsalen Afterlage vor, welche die Homologie des Darmes mit jenem anderer Würmer in keiner Weise beeinträchtigt.

Fig. 64.



§ 128.

In eigenthümliche Beziehungen tritt der Tractus intestinalis der Enteropneusten und der Tunicaten. Die wohl bei vielen Wür–

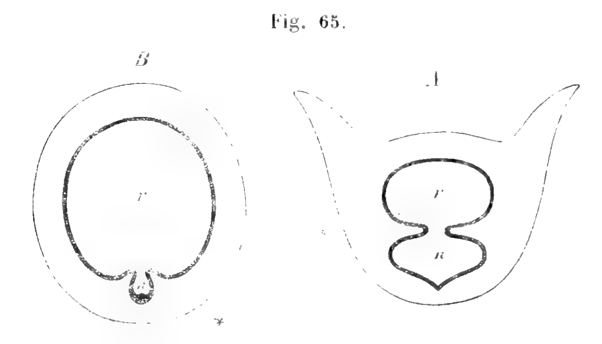
Fig. 64. Darmcanal von Bonellia. Der Rüssel des Thieres ist in mehrere Windungen gelegt, so dass er nicht vollkommen sichtbar ist. *p* Vorderende des Rüssels. *s*, *s'* Rüsselrinne. *i i* Darmcanal. *m* Mesenterialfäden (nur am vorderen Theile des Darmes gezeichnet). *g* Excretionsorgane. *c* Cloake. *u* Uterus. (Nach Lacaze-Duthiers.)

mern theilweise mit dem Darm verbundene respiratorische Function localisirt sich hier an dessen vorderstem Abschnitt und ist an ein hochgradig differenzirtes, einen grossen Theil des Darmrohres einnehmendes Organ geknüpft.

Dieser Theil der Darmhöhle wird dadurch zur Kiemen- oder Athemhöhle, und soll in dieser Beziehung in § 131 näher vorgeführt werden.

Die Differenzirung der vorderen Theile des Darmrohrs zu einer Kiemenhöhle geht nicht allerseits gleichmässig von Statten; bei Balanoglossus wird jener Abschnitt durch laterale Vorsprünge (Fig. 65. *A* *) in zwei Halbrinnen geschieden, davon die eine, die ich als obere betrachte, die respiratorische, die andere untere dagegen die nutritorische vorstellt. Die letztere führt direct zum Anfange des aus-

Fig. 65.



schliesslich als Darm fungirenden Theiles des gesammten Tractus intestinalis. Bei den Tunicaten sind hieher bezügliche Verhältnisse nicht weniger zu verkennen, und finden sich in Zusammenhang mit der Einrichtung von Balanoglossus, wenn man eine bedeutendere Entfaltung des respiratorischen Halbcanals (Fig. 65. *B. r*), und eine geringe Ausbildung des nutritorischen statuirt. Der respiratorische Theil bildet einen bedeutend weiteren Abschnitt, indess der nutritorische eine schmale an letzterem ventralwärts hinziehende Furche, die sogenannte Bauchrinne oder Bauchfurche der Tunicaten vorstellt (vergl. Fig. 65. *B. n*). Bei den Enteropneusten wie bei den Tunicaten fördert der Wimperbesatz der ventralen Rinne die Nahrungsstoffe zu dem am Ende der Rinne beginnenden eigentlichen Darm, und bei den Tunicaten wird die geringe Weite der Rinne durch die Mächtigkeit der Wimperhaare compensirt, welche von einer den Boden der Rinne auskleidenden leistenförmigen Zellschicht sich erheben.

Fig. 65. Schematische Darstellung des Verhaltens der Kiemenhöhle zur Bauchrinne auf dem Querschnitte, bei Balanoglossus *A* und den Tunicaten *B*. *r* respiratorischer Abschnitt. *n* nutritorischer Abschnitt der Cavität.

Was den am Ende des theilweise als Athemhöhle fungirenden Abschnittes entspringenden Darm angeht, so verläuft derselbe bei Balanoglossus gebuchtet durch die Länge des Leibes, indess er bei allen Tunicaten die drei schon vorhin unterschiedenen Darmabschnitte ausgeprägt zeigt und davon den Mitteldarm fast immer als eine Erweiterung zu erkennen gibt. Der Enddarm tritt nur bei den Appendicularien direct zur Körperoberfläche, bei den übrigen Tunicaten öffnet er sich in eine Auswurfshöhle (Cloake) (z. B. bei den Ascidien), oder in den einer solchen entsprechenden Abschnitt der Athemhöhle (Salpa, Doliolum). Bei den zusammengesetzten Ascidien (Ascidienstöcken) sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Einzelthieren unter einander zu einer gemeinsamen Cloake vereinigt. Diese Einrichtung erklärt sich aus dem eigenthümlichen, während der Entwickelung aus dem Eie auftretenden Sprossungsprocesse, der eine Mehrzahl von niemals vollständig sich trennenden Individuen hervorgehen lässt (vergl. § 99).

Anhangsorgane des Darmcanals.

§ 129.

Der Darmcanal der Würmer steht mit mancherlei Drüsenapparaten in Verbindung, welche als Differenzirungen der Darmwand, speciell des Darmepithels zu gelten haben. Einzelne Zellen oder Zellgruppen erscheinen in einem von benachbarten Zellen differenten Verhalten, und geben sich damit als besondere Organe kund, die durch ihre Lagerung in der Darmwand oder endlich ausserhalb derselben, und dann durch Ausführgänge mit dem Darmlumen verbunden, verschiedene Grade der Selbständigkeit besitzen. Nach ihrer Beziehung zu den einzelnen Abschnitten des Darms werden sie wieder genauer unterschieden werden müssen.

In den Munddarm dicht hinter dem muskulösen Schlunde einmündende kleine Gruppen einzelliger Drüsen sind bei den rhabdocölen Turbellarien vorhanden. Bei den Trematoden sind ähnliche Gruppen im Vorderende des Leibes gelagerter, in der Nähe des Mundes mündender Zellen gleichfalls als Munddarmdrüsen angesehen worden. Bei den Nematoden sind im sogenannten Schlundkopfe drüsige Bildungen beobachtet worden, sowie auch deutliche Drüsenzellen in der Nähe der Mundöffnung.

Bei den Annulaten sind es besonders die histologisch genauer durchforschten Hirudineen, bei welchen eine grössere Anzahl einzelliger Drüsen, bei den mit einem Rüssel versehenen in diesem, bei den mit Kiefern ausgestatteten auf letzteren ausmünden. Bei den Anneliden sind derartige Drüsen nicht bekannt. Dagegen findet sich am letzten Abschnitte des Munddarmes dicht hinter dem muskulösen

Theile bei den mit Schlundkiefern ausgerüsteten Nereïden u. a. ein Paar gelappter Drüsenschläuche vor (vergl. Fig. 44. *gl*), welche Modificationen der bei Sylliden vorhandenen einfacheren Schläuche vorstellen. An derselben Stelle sind auch die Räderthiere mit Drüsenanhängen versehen.

§ 130.

Wie man diese in sehr mannichfaltigen Functionsverhältnissen sich darstellenden Drüsen als »Speicheldrüsen« bezeichnet, so pflegt man die mit dem Mitteldarme verbundenen Drüsenorgane als gallebereitende oder als »Leber« anzusehen. Man muss sich hüten, in diesen Bezeichnungen etwas anderes als ein Hilfsmittel zur bequemeren Unterscheidung zu suchen. Gesonderte Drüsen fehlen dem Mitteldarme der Würmer fast durchgehend, dagegen findet sich das Epithelium meist derart von den Epithelien der anderen Darmabschnitte ausgezeichnet, dass eine secretorische Bedeutung nicht unwahrscheinlich ist. Einmal ist dies durch eine häufig vorhandene körnige Beschaffenheit der Zellen, und dann durch eine verschiedene Färbung des Zelleninhaltes angedeutet. Letzterer Umstand dürfte vielleicht grösseres Gewicht besitzen als der erstere, da dieser ebenso durch die absorbirende Function des Darmepithels hervorgerufen sein kann. Durch dieses Verhalten ist der Mitteldarm bereits bei den Bryozoën ausgezeichnet, und auch bei den Räderthieren macht sich die Sonderung der Epithelschichte bemerkbar. Einen höhern Grad erreicht dieses Verhalten bei den Plattwürmern (Planarien, manche Trematoden), deren Darmverzweigungen (vergl. Fig. 57) vorzugsweise der Sitz jener Eigenthümlichkeit sind, so dass sie als secretorische Anhangsgebilde betrachtet werden dürfen. Noch mehr können in den seitlichen Anhängen des Mitteldarms der Aphroditen (vergl. Fig. 62) selbständige Drüsen erkannt werden, die durch allmähliche Verengerung und Verlängerung der bei Verwandten dieser Gattung bestehenden einfacheren Darmanhänge sich bildeten. Endlich sind hier noch die schlauchartigen Darmanhänge von Balanoglossus zu erwähnen, die den ganzen Darmcanal vom respiratorischen Abschnitte an dorsal besetzen und nach den Körpersegmenten gruppirt sind.

Dem Enddarme, und zwar meist in der Nähe der Analöffnung, ist in einigen Ordnungen eine dritte Abtheilung von Drüsen angefügt. Sie sind am genauesten bei den Nematoden bekannt, bei denen sie zur Verwechselung mit Ganglienzellen Veranlassung gaben. Den Anneliden scheinen solche Drüsen zu fehlen. Dagegen finden sich in oft ansehnlicher Entfaltung Drüsenorgane am Enddarme der Gephyreen vor, welche wir jedoch einem andern Organsysteme (den Excretionsorganen) zuweisen müssen.

Bei den Tunicaten erkennt man die einfachsten nur durch einen

Drüsenzellenbeleg des Mitteldarms ausgedrückten Zustände bei Appendicularia, wie bei den meisten einfachen Ascidien, doch bestehen noch andere discrete mit dem Darme verbundene Organe. Unter den zusammengesetzten Ascidien werden sie z. B. bei Amaurucium durch eine Reihe von Schläuchen gebildet, die eine Darmstrecke aussen besetzen, ähnlich auch bei Botrylloïdes. Bei den Salpen wird die Leber wohl durch einen blindsackartigen Anhang neben dem Magen vorgestellt, der zuweilen auch paarig vorkommen kann, aber wie alle Darm-Adnexa der Tunicaten noch der genaueren Prüfung bedarf.

Kiemenhöhle (Darmkiemen).

§ 131.

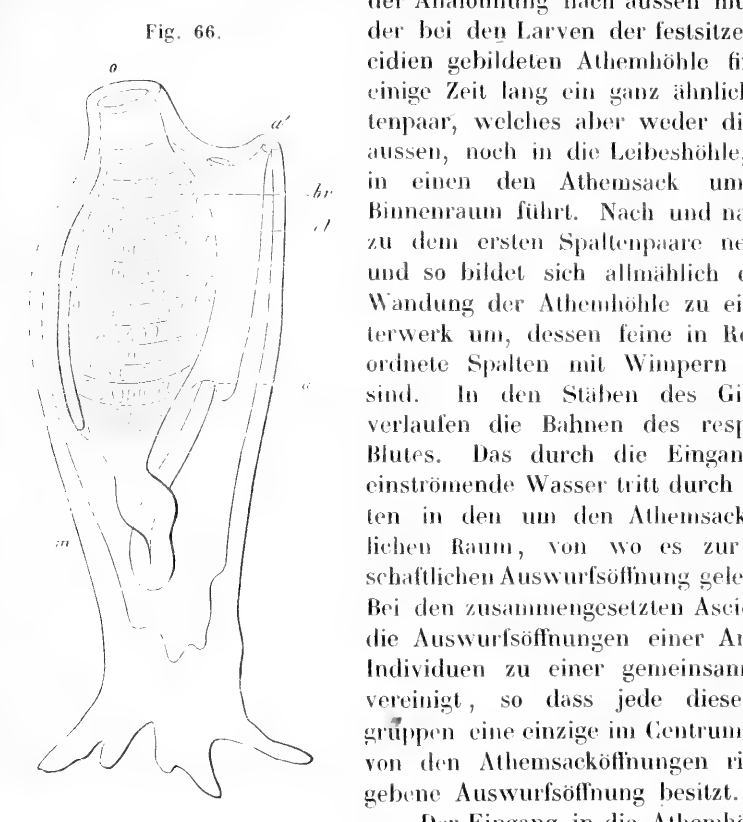
Der bei Balanoglossus und den Tunicaten als Respirationsorgan fungirende vorderste Abschnitt des primitiven Darmes besitzt vielfache hierauf bezügliche Differenzirungen. Bei Balanoglossus wird der gesammte Abschnitt der Länge nach in zwei übereinander liegende, in der Medianlinie communicirende Räume geschieden, welche somit Halbrinnen vorstellen. Die dorsale Halbrinne trägt in ihrer Wandung ein zierliches Gerüste mit Epithel überkleideter Chitinlamellen als Kiemengerüste. Zwischen den Kiemenbogen, sowie den sie bildenden mehrfachen Lamellen finden sich Spalten, welche jederseits zu einer Reihe von Oeffnungen (Spiracula) führen und mit diesen auf der Körperoberfläche ausmünden. Am Kiemengerüste verbreitet sich ein Gefässnetz. Durch die Mundöffnung aufgenommenes Wasser strömt durch die obere, respiratorische Rinne in jenen Kiemenapparat und gelangt durch die Reihe der Spiracula wieder nach aussen.

Diese Längstheilung der Vorderdarmhöhle ist, wie bereits oben (S. 168) dargelegt, in gleicher Weise auch bei den Tunicaten vorhanden, der respiratorische Halbcanal ist jedoch zu einem Sacke ausgebildet, dem der nutritorische wie eine secundäre Differenzirung eines Theiles der Wandung angefügt ist. An den Wandungen dieses Hohlraumes findet die Respiration statt, im Grunde desselben beginnt der der Nahrungsaufnahme dienende Theil des Tractus intestinalis.

Diese Einrichtung erleidet in den einzelnen Abtheilungen der Tunicaten sehr bedeutende Modificationen. Die der Stammform der Tunicaten am nächsten stehende muss bei den Ascidien und Appendicularien gesucht werden. Bei den letzteren finden wir die einfachsten Einrichtungen, die jedoch nicht in Allem an die weiter differenzirten Zustände Anschlüsse bieten. Der kurze Athemsack besitzt nämlich in seinem Grunde zwei rundliche, wimperumsäumte Oeffnungen,

die zur Eingangsöffnung des Darmcanals symmetrisch gelagert sind. Diese Spiracula stellen kurze, trichterförmige Röhren vor, welche neben der Analöffnung nach aussen münden. In der bei den Larven der festsitzenden Ascidien gebildeten Athemhöhle findet sich einige Zeit lang ein ganz ähnliches Spaltenpaar, welches aber weder direct nach aussen, noch in die Leibeshöhle, sondern in einen den Athemsack umgebenden Binnenraum führt. Nach und nach treten zu dem ersten Spaltenpaare neue hinzu und so bildet sich allmählich die ganze Wandung der Athemhöhle zu einem Gitterwerk um, dessen feine in Reihen geordnete Spalten mit Wimpern umgeben sind. In den Stäben des Gitterwerks verlaufen die Bahnen des respirirenden Blutes. Das durch die Eingangsöffnung einströmende Wasser tritt durch die Spalten in den um den Athemsack befindlichen Raum, von wo es zur gemeinschaftlichen Auswurfsöffnung geleitet wird. Bei den zusammengesetzten Ascidien sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Individuen zu einer gemeinsamen Höhle vereinigt, so dass jede dieser Thiergruppen eine einzige im Centrum gelegene von den Athemsacköffnungen rings umgebene Auswurfsöffnung besitzt.

Fig. 66.



Der Eingang in die Athemhöhle wird besonders bei den Ascidien von Tentakelbildungen umgeben, die gegen die Oeffnung gerichtet werden können. Das Gitterwerk der Kieme bietet theils in der Anordnung der es zusammensetzenden Stäbe, theils in der Form und Zahl der Spaltenreihen ausserordentliche Verschiedenheiten, sowie auch Vorsprungsbildungen mannichfacher Art, die bald leistenförmig, bald in Form von Papillen von ihm ausgehen, und neue Complicationen hervorrufen. Am auffallendsten sind die bei Ascidien vorkommenden zungenförmigen Fortsätze (»Languets«), welche in einer dorsalen Längsreihe stehen. Ihnen gegenüber liegt die bereits oben (S. 168) geschilderte »Bauchrinne«. Unter der Bauchrinne liegt ein stabförmiger, aber gleichfalls meist rinnenartig ausgehöhlter Körper, »Endostyl«, welcher die Function eines Stützapparates der Bauchrinne

Fig. 66. Schematische Darstellung einer einfachen Ascidie. *o* Eingangsöffnung in den Athemsack. *br* Athemsack. *i* Darmcanal. *a* Afteröffnung. *A* Cloake. *m* Mantel.

zu besitzen scheint. Eine zarte wimpernde Leiste umkreist bei allen Tunicaten den Eingang der Athemhöhle und läuft zum Anfang der Bauchrinne und dazu treten noch manche andere in der Entfaltung von Sinnesorganen bestehende Eigenthümlichkeiten.

§ 132.

Die stockbildenden Pyrosomen theilen die Einrichtung der Athemhöhle mit den übrigen Ascidien. Bei den anderen Tunicaten kleidet der respiratorische Apparat nicht mehr die ganze Athemhöhle aus, sondern ist nur an einer beschränkten Fläche angebracht. Anchinia kann als Uebergangsform betrachtet werden. Der der Athemhöhle der Ascidien entsprechende weite Raum birgt hier in seinem Grunde die Kieme, die nur zwei Querspaltreihen trägt. Zwischen beiden Reihen findet sich der Eingang in den Darmcanal, welch' letzterer dicht unter der Kieme seine einfache Schlinge bildet. Die Kiemenspalten führen aus der Athemhöhle direct in die Cloake, die hier der Athemhöhle gerade gegenüber liegt, nur durch Kieme und Darm davon getrennt. Die letzteren bilden so eine Art Scheidewand zwischen zwei Binnenräumen, davon der eine die Eingangs-, der andere die Auswurfsöffnung trägt. Da nun diese beiden Oeffnungen nicht mehr wie bei den Ascidien nahe bei einander, sondern einander diametral gegenüber liegen, kann man beide Räume als einen einzigen nur von der Kieme durchsetzten Raum ansehen. Ganz ähnlich verhält sich Pyrosoma, in den Jugendzuständen, indess später die Kieme eine relativ bedeutendere Ausdehnung erhält. Eingangs- und Auswurfsöffnung stehen sich aber auch hier gegenüber und die letztere mündet in den Binnenraum des vom Stocke gebildeten Zapfens aus. Ferner schliesst sich hier Doliolum an, wo derselbe noch mehr in die Länge gezogene Raum noch einheitlicher sich darstellt, indem der bei Anchinia und Pyrosoma mehr in das Septum eingebettete Darm, sich näher an die Wandung lagert. Das Septum wird demnach fast ausschliesslich von der Kieme gebildet. Daraus lassen sich die bei den Salpen vorhandenen Einrichtungen ableiten. Die weite Athemhöhle verhält sich wie bei den vorigen, mit einer vordern Eingangs- (Fig. 84. *a*) und hintern Auswurfsöffnung (*b*) versehen, allein die Kieme bildet keine Scheidewand mehr, sondern stellt einen von vorne und oben nach hinten und unten ziehenden Balken (Fig. 84. *br*) vor, der nur an den Enden mit der Wand der Kiemenhöhle verbunden ist. Zu beiden Seiten des Kiemenbalkens stehen beide Abschnitte der Athemhöhle unter einander in offener Communication. Somit sind denn mit dieser Ablösung der Kieme von der Wand der Athemhöhle die letztere zusammensetzenden beiden Räume vollständig zu einem vereinigt. Der vordere Abschnitt bietet in dem Besitze der Bauchrinne und des Endostyls charakteristische Merkmale für die Erkennung der Homologie mit dem Athemsacke der

Ascidien, sowie auch die Mundöffnung in ihm gelagert ist, indess der hintere Abschnitt aus der ursprünglich als Cloake erscheinenden Cavität hervorging.

Diese Trennung der Kieme von der Wandung der Athemhöhle bedingt eine grössere Selbständigkeit des Organs, welches anfänglich nur durch die Wand eines Abschnittes des Darmcanals dargestellt ward und diese Beziehung nur noch an den beiden Befestigungsstellen aufrecht erhält.

Excretionsorgane.

§ 133.

Eine grössere Anzahl hier zusammengefasster Organe ist in functioneller Beziehung noch völlig unaufgeklärt, bei einem andern Theile dagegen ist sicher, dass ihr Secret dem der Nieren höherer Thiere im Wesentlichen ähnlich ist. Allen aber kommt eine Summe gemeinsamer Verhältnisse zum Organismus zu, die selbst da noch von Gewicht sind, wo die Verbindungen dieser Organe sich so different verhalten, dass der Nachweis einer vollkommenen Homologie noch nicht geführt werden kann. Die Vereinigung hat daher als eine provisorische zu gelten.

In seinen entwickelteren Formen tritt uns der Excretionsapparat als ein System einfacher oder verzweigter Canäle entgegen, welches an der Oberfläche des Körpers nach aussen mündet und bei deutlich gesonderter Leibeshöhle auch mit inneren Mündungen versehen ist, während im gegentheiligen Falle die Enden der Röhren oder die feinsten Verzweigungen der Canäle geschlossen sind. Bei ungegliedertem Körper ist der Apparat zu einem Paare vorhanden, mit der Metamerenbildung tritt er dieser entsprechend auf. Ein paar vom Integumente her gesonderter, und damit aus dem Ectoderm stammender Blindschläuche stellt den indifferenten Zustand der Excretionsorgane vor. Solche hinter dem Kopfe ausmündende Gebilde sind bei den Nemertinen bekannt, bedürfen jedoch bezüglich eines etwa von ihnen fortgesetzten Canalsystems näherer Untersuchung. Genauer sind die Verhältnisse der hier häufig als Wassergefässsystem gedeuteten Canäle bei den übrigen Plattwürmern ermittelt. Bei den Trematoden und Turbellarien verzweigen sich zwei auf die Seiten vertheilte Excretionscanäle im Körper, indem von den Hauptstämmen feine, das Körperparenchym durchsetzende Aeste ausgehen. An der Wand der feinen Canäle finden sich vereinzelt lange Cilien. Die meist etwas erweiterten Hauptstämme münden bei manchen noch am Vordertheile des Körpers aus (Tristoma papillosum). Am häufigsten trifft man die Mündung (Porus excretorius) gegen das hintere Körperende verlegt (Fig. 67. *p*), wobei beide Gefässstämme sich einander nähern, und zu einer gemeinsamen Oeffnung sich vereinigen. Daraus bildet sich eine für beide

Canäle gemeinsame Endstrecke aus, die meist erweitert, als contractile Blase sich darstellt. Solche Blasen können auch an den getrennt ausmündenden Stämmen entstehen. Sie bilden einen dritten Abschnitt des Apparates.

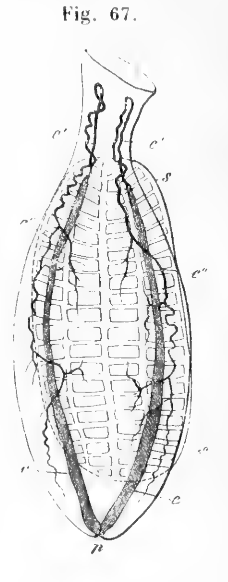


Fig. 67.

Bei den Cestoden ist das, wie es scheint, bei den anderen Plattwürmern erst erworbene Verhältniss der Verschmelzung der Excretionscanäle zu einem einzigen am Ende des Skolexkörpers gelegenen Porus excretorius typisch geworden. Eine contractile Blase bildet meist den Sammelpunct. Die Hauptstämme bestehen in der Regel in grösserer Zahl, nämlich vier, sechs oder acht, die vorn im Kopfe entweder schlingenförmig in einander übergehen oder auch nur umbiegen, um wieder nach hinten tretend sich zu verästeln, wobei im specielleren Befunde ähnliche Verhältnisse wie bei den andern Plattwürmern sich ergeben. Mit dem Eintritte der Metamerenbildung an der Skolexform wird der terminale Abschnitt dieses Canalsystems der ältesten Proglottide zugegetheilt, die folgenden Proglottiden erhalten nur Theilstücke der Canäle, über deren nähere Beziehungen bis jetzt sehr divergente Angaben bestehen.

Der aus den feinsten Canälen bestehende Abschnitt dieser Organe enthält nur wasserklare Flüssigkeit. Bei Bandwürmern dagegen finden sich an erweiterten Stellen Kalkconcremente vor, die als Excretionsproducte zu deuten sind. Solche Concremente sammeln sich bei Trematoden in den Hauptstämmen, treten durch Contractionen derselben in die Endblase über und werden von dieser durch den Porus excretorius entleert.

Nicht selten lässt sich an den feinsten Ramificationen der Canäle sowohl bei Cestoden als Trematoden (Distoma dimorphum), eine Anastomosenbildung wahrnehmen, die auf die grösseren Stämme übergehen kann, und dieselben entweder einfach verbindet (zu einem Ringe bei Distoma rhachiaeum, mit regelmässig sich folgenden Quercanälen bei manchen Cestoden) oder zu einem reichen Maschenetze sich umwandelt, in welchem dann die Hauptstämme aufgegangen sind.

Unter einfacheren Verhältnissen erscheinen bei den Nemathelminthen die Excretionsorgane, welche wieder von einem Blindschlauche ableitbar sind. Sie werden aus Schläuchen oder Canälen vorgestellt, welche in die Seitenfelder eingebettet längs des Körpers verlaufen.

Fig. 67. Excretionsorgan von Aspidogaster conchicola. *p* Porus excretorius. *c*, *c* Die beiden contractilen Hauptstämme. *c'* Nach vorne verlaufende und umbiegende Canäle. *c''* Deren rückwärts laufender und sich verzweigender Endabschnitt. *s* Bauchscheibe.

(Fig. 50. *A. r*). In der Gegend des Munddarms biegen die beiderseitigen Canäle gegen einander und vereinigen sich in einen kürzeren oder längeren gemeinsamen Abschnitt, der mit einem in der Bauchlinie gelegenen Porus ausmündet. Zuweilen ist der Verlauf dieser Canäle geschlängelt, und auch in Beziehung auf die Verbindungsweise vor der Ausmündung finden sich mannichfache Variationen. Bei den Gordiaceen scheint dieser Apparat rudimentär zu sein, bei Mermis nämlich wird er nur durch eine Reihe von Zellen repräsentirt, und Gordius besitzt mit dem Mangel der Seitenfelder gar kein bestimmt hieher bezügliches Organ. Ob die bei den Acanthocephalen im vorderen Körperabschnitte vorkommenden als »Lemnisci« bezeichneten Organe den Excretionsorganen zugehören, ist zweifelhaft. Sie bilden zwei längliche Lamellen ohne Lumen, aber mit Gefässverzweigungen, zwischen denen dunkle Körnermassen sich vorfinden.

§ 134.

Mit dem Entstehen einer Leibeshöhle ist das Verhalten der Excretionsorgane derart geändert, dass die Canäle mit ersterer in offene Communication gelangen, und ihre inneren Mündungen mit einem Wimperbesatz versehen zeigen. Dieser neue Zustand muss um somehr als eine blosse Modification des terminal geschlossenen Canalsystems gelten, als er bereits bei Plattwürmern vermittelt wird. Bei Larven von Trematoden sind innere Mündungen beobachtet. Sie charakterisiren das excretorische Canalsystem der Räderthiere, welches nach derselben Weise wie bei den Trematoden angelegt ist. Das in der Leibeshöhle lagernde, oder von der Körperwand her in sie einragende Canalsystem setzt sich aus zwei grossen Stämmen zusammen (Fig. 68. *c*), die durch seitliche Zweige in der Regel offen in die Leibeshöhle ausmünden. Die beiden sich vielfach schlängelnden Hauptcanäle vereinigen sich entweder an der Cloake und öffnen sich durch diese nach aussen, oder sie gehen vorher in eine contractile Blase (Fig. 68. *v*) über, die man, das ganze Canalsystem nur für einen

Fig. 68.

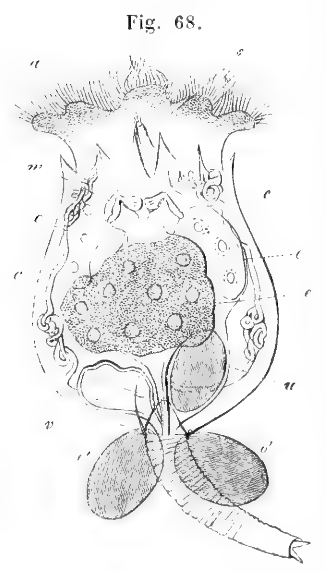


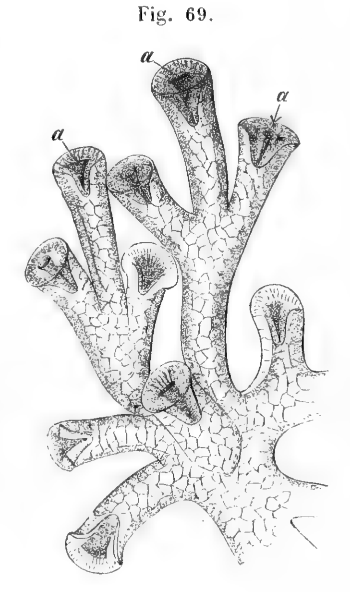
Fig. 68. Organisation eines Brachionus. *a* Wimpernde Kopfscheibe. *s* Sipho. *m* Kauorgane. *e* Drüsenbeleg am Magen. *o* Ovarium. *u* Uterus, ein Ei bergend, *o'* Eier, an der Basis des Schwanzes befestigt. *c* Excretionscanäle. *v* Contractile Endblase.

Wassergefässapparat ansehend, und ihm damit eine ausschliesslich respiratoriche Function zuschreibend, als »Respirationsblase« bezeichnet hat. Sowohl die inneren Mündungen der Canalverzweigungen, als auch das Lumen der beiden Hauptstämme sind von Stelle zu Stelle mit langen, geisselförmigen Wimperhaaren besetzt, die eine zitternde Bewegung äussern. Die Wände selbst geben eine exquisit drüsige Beschaffenheit zu erkennen, die entweder über die gesammte Länge eines Canals sich ausdehnt oder auf bestimmte Abschnitte beschränkt erscheint. In diesem letzteren Verhältnisse möchte eine nicht unbeträchtliche Weiterentwickelung des bei den Plattwürmern einfacheren Verhaltens zu erkennen sein, welche zugleich eine nähere Verwandtschaft mit den Ringelwürmern darbietet.

§ 135.

Bei den Gephyreen müssen zwei differente Organe als excretorische unterschieden werden. Obwohl beide in der Regel zugleich vorhanden sind, so vertheilen sie sich doch functionell derart, dass immer nur das eine mit excretorischen Functionen betraut ist, indess das andere zu anderen Organen in Beziehung tritt.

Fig. 69.



Die eine Form dieser Organe schliesst die Gephyreen an niedere Zustände an, indem ihr Verhalten mit der nicht ausgebildeten oder nur äusserlich entwickelten Metamerenbildung zusammenhängt. Diese Organe werden durch Schläuche gebildet, welche in das Ende des Darmes münden (Fig. 64. *g*), und wenigstens da, wo sie am genauesten gekannt sind (Bonellia), mit zahlreichen in die Leibeshöhle geöffneten Wimpertrichtern ausgestattet sind. (Fig. 69. *a*). In anderen Fällen scheinen die Ramificationen mit inneren Mündungen zu fehlen (Echiurus) und wieder bei anderen ist eine völlige Rückbildung eingetreten. Da auch bei Echinodermen ähnliche Einrichtungen vorkommen, so erscheint diese bei den Gephyreen vorhandene Form der Excretionsorgane einem grössern Kreise gemeinsam, von Einer Stammform ableitbar, von wo aus sie auf die Echinodermen eben so wie auf die Gephyreen sich fortgesetzt hat.

Fig. 69. Stück eines Zweiges des Excretionsorganes von Bonellia viridis. *a* Wimpernde Mündungen. (Nach LACAZE DUTHIERS.)

Eine Verschiedenheit der Function dieser Organe darf aus dem Baue abgeleitet werden. Die excretorische Verrichtung scheint nur bei Bonellia sicherer, indem hier die Wandungen der Verästelungen eine drüsige Beschaffenheit besitzen.

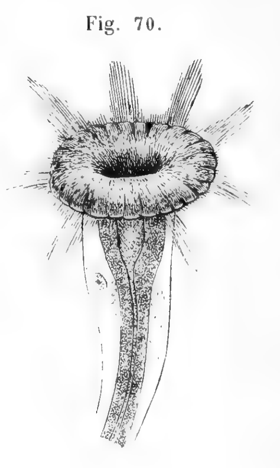
Die andere Form besteht aus paarigen, an der Bauchfläche ausmündenden Schläuchen, die von der paarigen bei Plattwürmern bestehenden Form derselben Organe ableitbar sind. Sie finden sich entweder nur zu einem Paare (Sipunculus) oder zu wenigen Paaren (Thalassema, Sternaspis, Echiurus) vor, und entsprechen darin der gering entfalteten Metamerenbildung. Innere Mündungen in die Leibeshöhle sind mit Gewissheit nur bei Einigen bekannt; sie liegen dann nahe an der Insertion der Schläuche in die Leibeswand, und stehen bei mehreren im Dienste der Geschlechtsfunction, indem sie die Ausführwege der Geschlechtsproducte darstellen. Der grösste Theil des Schlauches, nämlich das hinter der inneren Oeffnung befindliche blinde Endstück scheint bei den Sipunculiden die excretorische Function zu behalten, und ist in der Regel durch bräunliche Färbung ausgezeichnet. Bei anderen fungirt der ganze Schlauch für den Geschlechtsapparat, indem nach vielen übereinstimmenden Angaben Geschlechtsproducte sich in ihm vorfinden. Während bei den meisten ein gleichartiges, der einen oder der anderen Richtung dienendes Verhalten dieser Organe besteht, findet sich in vereinzelten Fällen eine Arbeitstheilung ausgebildet (Sternaspis), indem das hintere Schlauchpaar zur geschlechtlichen, das vordere zur excretorischen Function in Beziehung steht und dadurch die sonst nur in den einzelnen Gattungen auftretende Mannichfaltigkeit der Leistungen schon im Individuum zum Ausdrucke kommen lässt.

§ 136.

Unter den Ringelwürmern treten hinsichtlich des Baues der excretorischen Organe wenig neue Einrichtungen auf. Die Organe entsprechen der Metamerie des Körpers, indem sie fast in allen Segmenten des letzteren regelmässig auf beide Seiten vertheilt sind. Sie bestehen aus einem zusammengeknäulten oder schleifenartig aufgereihten Canale (Schleifencanal), welcher eine innere, oft eigenthümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt, und am andern Ende auf der Oberfläche des Körpers sich öffnet. Dieser Canal ist zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung gleichartig, oder bietet nur geringe Differenzirungen dar, häufig lässt er mehrfache Abschnitte unterscheiden, welche im Allgemeinen den schon bei Plattwürmern und Räderthieren hervorgehobenen entsprechen. Der innerste, die Mündung in die Leibeshöhle tragende Abschnitt ist in der Regel der mächtigste und durch ein trichterförmiges, auch rosettenartig gestaltetes Mundstück ausgezeichnet (s. Fig. 70). Am darauffolgenden Abschnitte ist ein drüsiger Bau der Wandung zu erkennen. Der letzte,

zuweilen erweiterte Abschnitt besitzt häufig einen Muskelbeleg; seine Ausmündung findet sich fast immer an der Seite der Ventralfläche. Die Verrichtung dieser Organe ist ebenso wenig wie bei den übrigen Würmern eine rein excretorische, denn wir finden sie nicht selten mit mannichfachen andern Functionen betraut.

Fig. 70.



Diese Organe besitzen bei Hirudineen ihre Vorläufer im Embryonalstadium, wo, unabhängig von den später entstehenden, drei Paare von Schleifencanälen an der hinteren Hälfte der Bauchfläche vorkommen. Sie besitzen einen ähnlichen, aber einfacheren Bau wie die bleibenden, und gehen nach Entwickelung der letzteren zu Grunde. Diese höchst wichtige Thatsache weist darauf hin, dass die Schleifencanäle der Ringelwürmer nicht ohne weiteres als die Homologa der Excretionsorgane der niederen Würmer angesehen werden dürfen, und zugleich entsteht die Frage, ob die Schleifencanäle jener Ringelwürmer, welche keine derartigen primordialen Bildungen aufweisen, den definitiven Schleifencanälen der Hirudineen, oder nur den primordialen vergleichbar seien. Auch hiefür wird nur die Entwickelungsgeschichte eine Lösung bringen.

Im specielleren Verhalten ergibt sich schon bei den Hirudineen eine beträchtliche Mannichfaltigkeit, indem die Schleifencanäle bei einer Abtheilung der innern Mündung entbehren. Statt derselben beginnen sie mit einem geschlossenen Abschnitt, der in Form einer Schleife gestaltet, aus zahlreichen labyrinthartig unter einander verbundenen Canälen besteht (Hirudo). Aus diesen Schleifenorganen löst sich ein isolirter Canal ab, der mit einer blasenförmigen Erweiterung an der Oberfläche des Körpers ausmündet (s. oben Fig. 50. *B s*). Bei anderen (Clepsine, Nephelis) ist der labyrinthförmige Abschnitt gleichfalls vorhanden, aber es besteht dabei eine innere, in die seitlichen Blutsinusse des Körpers einragende Mündung. Dieser Abschnitt ist bei anderen (Branchiobdella) sehr reducirt und der grössere Theil jedes Organes wird von einem eine Doppelschlinge darstellenden Canale gebildet. Indem die innere Mündung in die vom Blutgefässystem abgeschlossene Leibeshöhle ragt, ergeben sich Anschlüsse an die Scoleinen.

Bei diesen ist die Abtheilung der Limicolen durch zweierlei Zustände der Schleifencanäle bemerkenswerth. In dem einen besteht ein vielfach geschlängelter, meistentheils in einer gemeinschaftlichen

Fig. 70. Innere Mündung eines als Samenleiter fungirenden Schleifencanals von Branchiobdella.

Zellmasse verlaufender Canal, der ziemlich gleichartige Caliberverhältnisse bietet. Mit dem die innere Mündung tragenden Ende durchbrechen die Canäle immer das je vor ihnen liegende Dissepiment; je ein Schleifencanalpaar hat daher Beziehungen zu zwei Leibessegmenten. In einem liegt der nach aussen führende Abschnitt, im anderen die innere Mündung. Diese über den grössten Theil der Segmente in gleichem Verhalten verbreitete Form fehlt an den vom Geschlechtsapparat eingenommenen Strecken. An der Stelle der einfachen Schleifencanäle findet man complicirtere und in viel grösserem Maassstabe entfaltete Gebilde, welche in ihrem Baue das Verhalten der ersteren wiederholen, aber als Ausführungsorgane des Sperma thätig sind: Schleifencanäle sind zu Samenleitern umgebildet.

Bei den Lumbricinen fehlen Umwandlungen, denn auch in den Genitalsegmenten sind die Schleifencanäle denen der übrigen gleich. Dagegen hat sich der Apparat durch deutliche Ausprägung der einzelnen Abschnitte, wie durch die Anordnung seiner Schlingen complicirt. Jeder Canal stellt mehrere neben einander auf- und absteigende, innig unter einander verbundene Schleifen dar, welche von einem dichten Gefässnetze umsponnen werden. Verschiedene Abschnitte tragen ebenso verschiedene Bedeutungen. Zu innerst finden wir den der trichterförmig erweiterten Mündung (Fig. 71. *a*) folgenden Abschnitt (*b. b. b*) mit dünnen Wandungen versehen und an einzelnen Strecken mit Cilien ausgekleidet. Nach mehrfacher Schleifenbildung geht dieser Theil durch eine Veränderung seiner Wandungen in einen andern Abschnitt (*c*) über, dessen Lumen erweitert (*d*) und von feinkörnigen Inhalt führenden Zellen umwandet ist. Auch dieser Theil verläuft schlingenartig (*d'*) und geht in einen weiteren, mit muskulösen Wandungen versehenen über (*e*), welcher nach einfacher Umbiegung an die Körperwand tritt (*e'*) und hier seine Ausmündung findet.

Fig. 71.

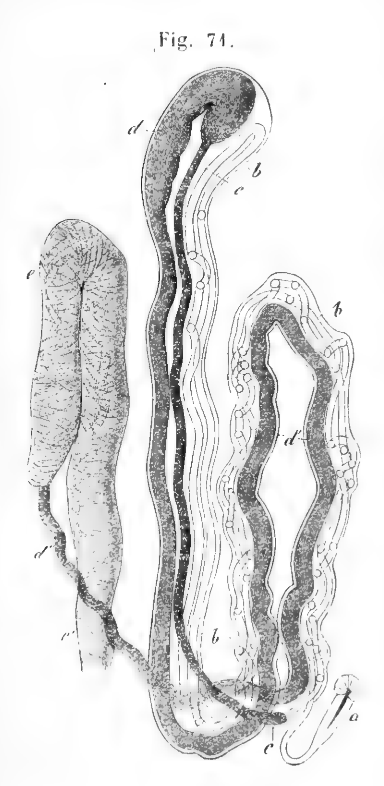


Fig. 71. Ein Schleifencanal von **Lumbricus** mässig vergrössert. *a* Innere Mündung. *b*, *b*, *b* Heller, in zwei Doppelschleifen aufgereihter Canalabschnitt. *c*, *c* Engerer Abschnitt mit Drüsenwänden. *d* Erweiterter Theil, der in *d'* wieder enger wird und bei *d''* in den muskulösen Abschnitt *e* sich fortsetzt. *e'* Aeussere Mündung.

Einfachere Formen der Schleifencanäle walten bei den Chätopoden vor, deren einzelne Canäle bald knäuelförmige Körper bilden, bald weniger Windungen darbieten. Die bei vielen nachgewiesene trichterförmige Binnenmündung verhält sich bei einigen (Alciopa) ganz ähnlich zu den Septis der Leibeshöhle wie bei den Scoleinen. Auch die Beziehung zum Geschlechtsapparate ist bei vielen in ähnlicher Weise erkennbar.

Ausser den mehr secundären Beziehungen, welche die Schleifencanäle der Ringelwürmer bald nur an bestimmten Localitäten, bald in grösserer Ausdehnung zum Geschlechtsapparate besitzen, wird ihre Beziehung zur Excretion, sowie zur Ein- oder Ausfuhr von Wasser in Betracht kommen müssen. Zur Excretion stehen die Organe in einem engen Verhältnisse durch den drüsigen Beleg ihrer Canalwandungen oder auch durch direct in sie einmündende Drüsen. Dadurch kommen sie den Hauptstämmen der Excretionsorgane bei den Trematoden gleich. Die Beziehung der perienterischen Flüssigkeit zum umgebenden Medium, entweder durch Ausleitung der ersteren oder Einlass des letzteren, wird durch die innere Mündung der Schleifencanäle hergestellt. Aus der in den Canälen oder an den inneren Mündungen in beinahe allen Fällen nach aussen gehenden Richtung der Wimperbewegung wird wahrscheinlich, dass auch Stoffe nur nach dieser Richtung bewegt werden. Doch bedarf es zur Sicherstellung einer solchen Annahme noch eingehender Untersuchung.

Geschlechtsorgane.

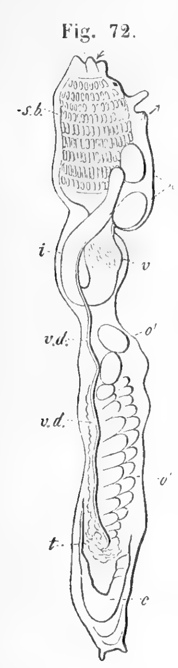
§ 137.

In der geschlechtlichen Differenzirung der Würmer begegnen uns zahlreichere Stufenfolgen als in jeder andern Abtheilung. Die niedersten Zustände bieten wieder hermaphroditische Einrichtungen, die aber nicht selten mit grossen Complicationen sich verbinden, wodurch sie weit über die viel einfacher sich verhaltenden Einrichtungen der getrenntgeschlechtlichen Würmer sich erheben.

Am einfachsten verhalten sich die Bryozoën, deren Geschlechtsproducte sich entweder an der Innenflache der Körperwandung aus einfachen Zellenhaufen entwickeln, welche entweder Samenelemente oder Eier aus sich hervorgehen lassen; oder sie entstehen an einem vom Darmcanale zur Innenwand des Körpers verlaufenden Strange (Funiculus). (Fig. 60. *x*.) Die reifen Zeugungsstoffe gerathen in die Leibeshöhle und werden von hier aus durch eine Communicationsöffnung in das umgebende Wasser entleert. Beiderlei Geschlechter sind meist in einem Individuum vereinigt, und nur die Keimstätten sind von einander getrennt.

Bei allen phylactolämen Süsswasser-Bryozoën entwickeln sich in

der Leibeswand an den Stellen, an welchen Eier entstehen, eigenthümliche aus einem Zellenaggregate bestehende Körper (Statoblasten), die, wie die Eier, sich ablösen und freiwerdende Sprossen vorstellen. Mannichfache Differenzirungen lassen complicirte Schalengebilde an ihnen entstehen.



Die bei den Tunicaten verbreiteten Zwitterbildungen lassen sich zum Theil gleichfalls noch auf sehr niederer Stufe erkennen. Namentlich bezüglich der Ausführwege mangeln Complicirungen und die Zeugungsstoffe werden in die Cloake entleert. Die männlichen Organe repräsentirt ein samenerzeugender Blindschlauch, der bei Doliolum, auch bei manchen Ascidien, in dieser einfachen Form sich erhält, bei Pyrosoma in eine rosettenartig gestaltete Form übergeht, indess er bei den meisten Ascidien wie bei den Salpen in Verästelungen sich fortsetzt und damit eine Art von gelappter Drüse bildet. Auch die Ovarien besitzen eine derartige Gestalt, wenigstens bei vielen Ascidien, bei anderen werden sie nur durch eine Gruppe auf verschiedenen Ausbildungsstufen stehender Eier gebildet, deren jedes von einer Art von Kapsel umgeben wird. Bei manchen zeigen sich nur wenige solcher, schliesslich mit einem gemeinsamen Stiele verbundener Eier, und bei den Salpen ist gar nur ein einziges Ei vorhanden, dessen Stiel aber nur während früher Stadien besteht, um sich allmählich zu verkürzen. Das Verhältniss der Ausführgänge stellt sich als ein sehr mannichfaltiges dar. Den Ovarien scheinen sie meist ganz abzugehen, häufiger sind sie bei den Hoden beobachtet.

§ 138.

Der Hermaphroditismus erhält sich auch bei den Plattwürmern verbreitet (Turbellarien, Trematoden, Cestoden). Beiderlei Geschlechtsorgane sind in der Regel an einer gemeinsamen Ausmündung vereinigt, im übrigen getrennt von einander im Körperparenchym eingebettet. Am einfachsten verhalten sich die meist wenig voluminösen Keimdrüsen (Hoden und Ovarium). Ausführwege und damit verbundene Drüsenorgane, sowie an den ersteren vorhandene Ausbuchtungen oder taschenförmige Anhänge, die als Entwickelungsstätten der befruchteten

Fig. 72. Organisation einer Ascidie (Amaröcium proliferum). *sb* Kiemensack. *v* Magen. *i* Darm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Ausführgang des Hodens. *o* Ovarium. *o'* Eier in der Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Strömung des Wassers an den Körperöffnungen. (Nach Milne-Edwards.)

Eier, oder als Aufbewahrungsorte des Samens fungiren, haben an der Complication der Apparate den bei weitem grössten Antheil.

Was den männlichen Apparat betrifft, so sind die an Zahl variabeln Hoden meist undeutlich abgegrenzte Bildungsstätten des Samens, der durch enge Samenleiter zu einem gemeinsamen Ausführwege gelangt. Ein erweiterter Abschnitt des letzteren fungirt als Samenblase, und sein Ende erscheint in ein hervorstreckbares oder ausstülpbares Organ umgewandelt, welches als Penis dient.

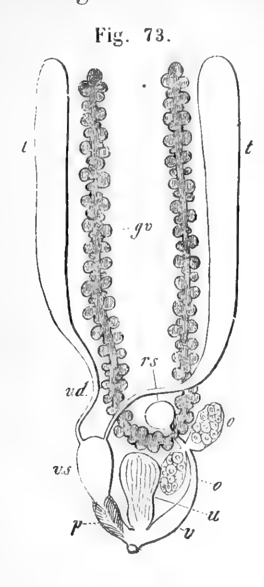
Der weibliche Apparat hat seinen wichtigsten Bestandtheil im Eierstock. Mit dem Ausführgange desselben verbindet sich ein meist weit verzweigtes Organ, der Dotterstock, in dessen Drüsenläppchen eine Zellenproduction stattfindet. Die Zellen des Dotterstockes werden zum Aufbau des Embryo verwendet, indem je eine Quantität derselben mit einer Eizelle ein Ei formirt. Die Entstehung des Dotterstockes resultirt wahrscheinlich aus der Arbeitstheilung eines primitiv sehr ansehnlichen Eierstockes, von dem nur ein Theil als solcher sich forterhielt, während die Zellen des andern ihre Bedeutung als Eikeime verloren, indem sie von den Eizellen resp. deren Theilungsproducten umwachsen und so in den künftigen Embryonalleib aufgenommen werden. Die Ausführgänge des Ovars (Eileiter) und des Dotterstocks vereinigen sich zu einem verschieden langen Canale, der je nach der Menge der sich entwickelnden Eier, bald von ausserordentlicher Länge ist, bald ganz kurz, einfach, oder mit Aussackungen besetzt. Diese Räume werden als Uterus bezeichnet, da in ihnen das Ei nicht blos von einer Schale umschlossen wird, sondern auch in der Regel seine erste Entwickelung zum Embryo antritt. Eine besondere meist in der Form einer gestielten Blase auftretende Ausbuchtung der weiblichen Ausführwege nimmt bei der Begattung das Sperma auf (Receptaculum seminis), eine zweite jedoch nicht allgemeiner verbreitete ist mit der ersteren zuweilen verbunden, und dient wahrscheinlich zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes (Bursa copulatrix).

§ 139.

Im speciellen Verhalten dieser Geschlechtsapparate ergeben sich ausserordentlich mannichfaltige Formzustände. Der männliche Abschnitt besteht bei den rhabdocölen Turbellarien in der Regel aus zwei langgestreckten Hodenschläuchen, aus denen je ein Vas deferens hervorgeht. Bei den Trematoden sind gleichfalls nur einige meist rundliche oder gelappte Testikel (Fig. 74. *l*) vorhanden, indess sie bei den dendrocölen Turbellarien, sowie bei mehreren rhabdocölen (z. B. Macrostoma) und Cestoden durch eine oft sehr beträchtliche Anzahl kleinerer im Leibesparenchym zerstreuter Follikel repräsentirt werden, die durch lange Ausführgänge sich vereinigen. Die Ausführgänge bilden entweder ein gemeinsames Vas deferens, oder treten für sich verlaufend

zu einem Endabschnitte, der in das Begattungsorgan sich fortsetzt. Der gemeinsame Ausführweg bildet die Samenblase, welche seltener durch Erweiterungen der einzelnen Vasa deferentia ersetzt wird. Das Begattungsorgan (Fig. 73. *p*. Fig. 74. *p'*) erscheint meist als ein ansehnliches, muskulöses Gebilde, an welchem die Samenblase häufig wie ein ihm zugehöriger Anhang erscheint. Es liegt in einem besonderen zum Genitalporus führenden Raume (Penisscheide der Planarien, Cirrhusbeutel der Cestoden und Trematoden) und zeigt zuweilen eine Verbindung mit Drüsen (Planarien). Das Begattungsorgan ist in der Regel protractil, oder kann umgestülpt werden, wobei ein beim eingezogenen Organe innen sich findender Besatz von mancherlei Stacheln oder Haken an die Oberfläche zu liegen kommt. Eine solche Ausstattung des Penis kommt mit Ausnahme der Planarien den meisten Plattwürmern zu, und scheint einer innigeren Copula zu entsprechen.

Fig. 73.



§ 140.

Grössere Verschiedenheiten bietet der weibliche Apparat. Die Ovarien erscheinen in der Regel als 1—2 längliche, an Volum sehr unansehnliche Schläuche (Fig. 73, 74. *o*), in denen die Bildung der Eikeime stattfindet. Wenn sie einfach vorhanden sind, setzt sich der Oviduct als ein bald kürzerer, bald längerer Canal, unter Aufnahme accessorischer Theile zur Geschlechtsöffnung fort. Mehrfache vereinigen sich zu einem gemeinsamen Oviduct (Fig. 73. *v*). Am einfachsten ergeben sich diese Organe bei den Bothryocephalen, wo das Ovar continuirlich in einen Schlauch sich fortsetzt, der in demselben Maasse sich ausdehnt, als er sich von seinem Grunde her mit Eiern füllt. Bei den meisten Rhabdocölen, wie auch bei Cestoden und Trematoden bleibt der Ausführgang bei doppelten Ovarien einfach. Am kürzesten ist er bei den Rhabdocölen, die wie die meisten Cestoden eine erweiterte Stelle als Receptaculum seminis erkennen lassen. Indem dieses Organ als einseitige Ausbuchtung des Oviductes erscheint, erhält es einen selbständigeren Charakter. Noch deutlicher tritt dieser hervor, wo es als ein gestielter Anhang bald dem Grunde des Eileiters (Fig. 73. *rs*), bald dem Verlaufe desselben (Fig. 74. *bs*) angefügt ist. Einen doppelten Eileiter besitzen die Planarien, bei welchen in der Regel nur ein ganz kurzer gemeinsamer Abschnitt, als Scheide fungirend,

Fig. 73. Geschlechtsapparat von Vortex viridis. *t, t* Hoden. *vd* Vasa deferentia. *vs* Samenblase. *p* Hervorstülpbares Begattungsorgan. *oo* Ovarien. *gv* »Dotterstöcke«. *rs* Receptaculum seminis. *v* Scheide. *u* Uterus. (Nach M. SCHULTZE.)

vorkommt. — Die mit dem Oviducte verbundenen »Dotterstöcke« werden durch zwei oder vier baumförmig verästelte oder gelappte Organe vorgestellt (Fig. 73. *gv*), welche im Leibesparenchym sich vertheilen.

Besondere Abschnitte des Oviductes fungiren als Uterus, mit welchem Namen morphologisch sehr verschiedene Theile bezeichnet werden. Im Allgemeinen lassen sich drei verschiedene Arten solcher vom Oviducte ausgehenden Uterusbildungen unterscheiden. Einmal ist der Eileiter selbst hiezu verwendet und erscheint dann nicht blos erweitert, sondern auch beträchtlich in die Länge gestreckt, so dass er sich als ein den Körper mehrfach durchziehender, gewundener Schlauch präsentirt. Dieses Verhalten zeigt sich bei den Trematoden (Fig. 74. *u*), ähnlich unter den Cestoden (Triaenophorus, Ligula). Wesentlich modificirt ist dies Verhalten bei Bothryocephalus, wo der viefach gewundene Uterus unterhalb des Sinus genitalis mit einer selbständigen Oeffnung ausmündet. Eine zweite Form wird durch seitliche Ausbuchtungen oder taschenartige Anhänge im Verlaufe des Eileiters dargestellt; sie findet sich bei wenigen Rhabdocölen, in complicirterer Weise bei den meisten Bandwürmern. Ein vom Eileiter in der Nähe der Einmündung der Dotterstöcke ausgehender Schlauch erstreckt sich bei den Tänien durch die Mittellinie einer geschlechtsreifen Proglottis, und bildet nach Maassgabe der in ihn gelangenden Eiermassen beiderseits reiche dendritische Verästelungen. Endlich wird eine dritte Art durch Anhänge vorgestellt, welche erst am Ende des Oviductes oder vielmehr an dem beiderlei Organen gemeinsamen Vorhof, dicht am Genitalporus, sich findet. Solches zeigen die meisten Turbellarien, (Fig. 73. *u*) und zwar finden sich bei den Rhabdocölen in der Regel zwei solcher Uterustaschen, die sich ansehnlich ausdehnen, ja sogar wieder verzweigen können, wenn sie zur Aufnahme einer grössern Anzahl von Eiern dienen. Bei den Dendrocölen besteht entweder nur Ein solcher Uterus, der in den hier sehr ausgedehnten Vorhof mündet, oder er fehlt vollständig, und dann übernehmen die beiden Oviducte seine Function (Leptoplana). Die Grösse und Zahl der gleichzeitig reifenden und ihre Umhüllung erhaltenden Eier steht überall mit

Fig. 74.

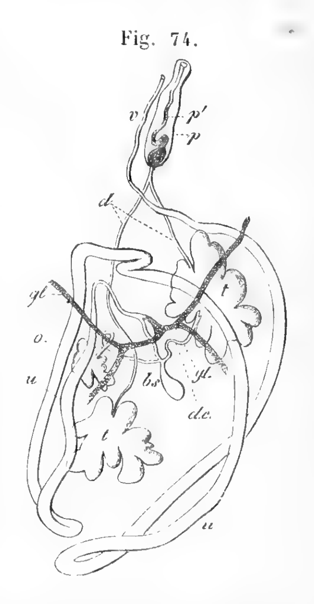


Fig. 74. Geschlechtsapparat von Distoma globiporum. *t*, *t* Hoden. *d* Ausführgänge der Hoden. *dc* Verbindung zwischen einem Hoden und den weiblichen Organen. *p* Ruthenschlauch. *p'* Ruthe. *o* Ovarium. *bs* Samentasche (Receptaculum seminis). *u*, *u* Uterus. *v* Scheide. *gl* Ausführgänge der accessorischen Drüsen (Dotterstöcke). (Nach v. Siebold.)

dem Zustande des als Uterus fungirenden Gebildes in engem Zusammenhange.

Ein letzter Abschnitt des Eileiters differenzirt sich gleichfalls häufig zu einem besonderen als »Scheide« bezeichneten Canale, und ist in einzelnen Fällen noch mit einem als »Bursa copulatrix« fungirenden Anhange versehen.

§ 141.

Das Verhalten des hermaphroditischen Apparats bei der Begattung ist zum grossen Theile noch unbekannt. In dieser Beziehung können drei verschiedene Fälle bestehen. Einmal wird die Copula eine wechselseitige sein können, so dass jedes Individuum in männlicher und weiblicher Function sich verhält, dann kann zweitens die Verrichtung alterniren, indem ein Individuum als Männchen oder Weibchen fungirt, endlich kann auch Selbstbefruchtung bestehen, wie dies bei den Cestoden beobachtet ist. Diese kann auch auf eine mehr unmittelbare Weise auf einem Verbindungswege der inneren Geschlechtsorgane stattfinden, indem bei einigen Distomen ein von einem der Hoden aus zum Oviducte (Fig. 74. *dc*), oder einem dort befindlichen Receptaculum seminis (Vesicula seminalis interior) (*bs*) leitender Canal besteht.

Die Lage des Genitalporus ist in den einzelnen Abtheilungen der Plattwürmer verschieden. Am häufigsten münden die Geschlechtsorgane in der ventralen Medianlinie aus, bald weiter nach vorne, dicht hinter dem Mundsaugnapfe, wie bei vielen Trematoden (Distoma, Gyrodactylus u. a.), bald näher dem Hinterleibsende (Turbellarien). Unter den Cestoden ist die ventrale Lagerung gleichfalls häufig (Ligula, Bothryocephalus); in der Mehrzahl der Fälle ist der als eine flache Ausbuchtung erscheinende Genitalporus an dem Seitenrande der Proglottiden anzutreffen, und zwar kann bald der eine, bald der andere Seitenrand dadurch ausgezeichnet sein. Für die Beurtheilung dieser übrigens auch bei einzelnen Trematoden (Tristoma) bestehenden Asymmetrie ist die Thatsache wichtig, dass bei einigen Cestoden (Taenia elliptica, T. cucumerina) zwei symmetrisch gelagerte Geschlechtsapparate jeder Proglottide zukommen. Dieses vereinzelte Verhalten kann als der Rest einer ursprünglich allgemeinen Einrichtung angesehen werden, so dass erst allmählich der Apparat der einen Seite über den der anderen die Uebermacht gewann und zu dem gegenwärtig verbreitetsten Verhältniss, nämlich der einseitigen Entwickelung des Genitalapparates, hinführte, woraus allmählich die mediane Lagerung des einzigen Apparates und schliesslich seine oft symmetrische Vertheilung im Körper hervorging.

Während bei den rhabdocölen Turbellarien, mit wenigen Ausnahmen, nur ein einziger Genitalporus besteht, zu welchem männliche und weibliche Organe hinführen, wird bei den dendrocölen durch die Ausbildung eines Vorhofes eine Trennung der Ausmündung angebahnt. Bei den meisten Seeplanarien ist diese Trennung vollzogen, und es

besteht eine doppelte Genitalöffnung, die männliche vor der weiblichen gelagert. Die meisten Trematoden tragen die Ausmündungen der Geschlechtsorgane gleichfalls getrennt, wenn auch dicht aneinander gelagert. Eine ähnliche Erscheinung kommt bei den Cestoden vor. Schon in jenen Fällen, wo Cirrhusbeutel und Scheide in einen Genitalporus münden, ist der letztere nur eine flache, vom Integumente wallartig umzogene Grube. In anderen Fällen münden beide, wenn auch dicht neben einander, unmittelbar an der Oberfläche aus. Endlich besteht noch eine fernere Trennung, indem nur der männliche Apparat an dem Seitenrande, der weibliche dagegen auf der Fläche der Proglottis ausmündet.

Die Ausbildung von beiderlei Apparaten in einem und demselben Individuum ist zuweilen ungleich, und besonders bei Rhabdocölen zeigt sich eine Scheidung der Geschlechter nach den Individuen darin, dass bei den einen der weibliche, bei den andern der männliche Apparat vorwiegend entwickelt, der andere Apparat stets rudimentär erscheint (Convoluta). Diese höchst wichtigen Fälle lassen verstehen, wie bei fortschreitender Verkümmerung des einen Organes aus hermaphroditischen Organismen getrennt geschlechtliche (diöcische) hervorgehen. Der hier in statu nascenti beobachtete Vorgang ist bei anderen Turbellarien vollendet. Getrennt geschlechtlich sind die Microstomeen, auch einige Planarien und Trematoden. Eine Vereinfachung des Geschlechtsapparates trifft sich für die fast durchaus getrennt geschlechtlichen Nemertinen. Die mannichfachen Abschnitte der Ausführwege, sowie die accessorischen Organe fehlen hier. Hoden und Eierstöcke sind die einzigen bestimmt unterschiedenen Theile. Bei Süsswassernemertinen (Prorhynchus) kommen diese Organe nur einfach in jedem Individuum vor (Fig. 57. *ov*), und erinnern dadurch an rhabdocöle Turbellarien. Die Seenemertinen dagegen besitzen sie in mehrfacher Zahl als beiderseits vom Darmcanal gelagerte Follikel, die unter sich in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehend durch regelmässige paarweise Anordnung in der Länge des Körpers eine Metamerie andeuten.

§ 142.

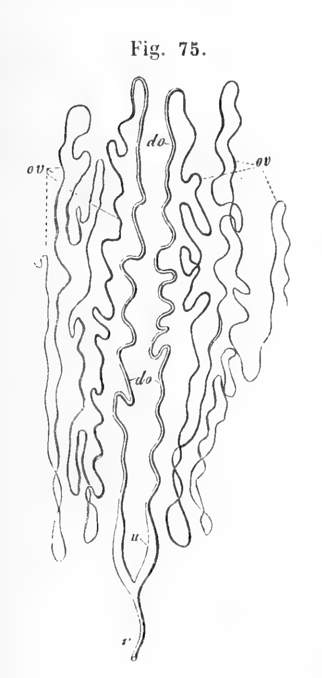
Bei den Nematoden ist das Bestehen einer Zwitterbildung seltene Ausnahme (Leptodera). Trennung der Geschlechter ist die Regel. Beiderlei Organe bestehen aus röhrenförmigen, in die Leibeshöhle eingebetteten und auf der Oberfläche ausmündenden Schläuchen. Das blinde Endstück der Geschlechtsröhre fungirt als Ovarium oder Hoden, der übrige Theil als Ausleiteapparat, in den einzelnen Abschnitten verschiedenen Verrichtungen angepasst und verschieden differenzirt.

Die männliche Geschlechtsröhre ist ein einfacher, an der ventralen Seite des Enddarms ausmündender Schlauch, der bei den grösseren Arten mehrfache Windungen bildet. Nur durch den Epithelialbeleg

unterscheidet sich das als Hoden zu deutende, meist lange Endstück vom Ausführgang, an den zuweilen eine erweiterte Stelle als Samenblase an den Ductus ejaculatorius sich anreiht. Zwei in dem Cloaken-Abschnitte des Enddarms entwickelte, dünne, zuweilen sehr lange Chitinstäbchen (Spicula) dienen als Begattungsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsröhren sind in der Regel doppelt vorhanden, entweder bis zur Ausmündung getrennt oder am letzten Abschnitte in ein gemeinsames Stück vereinigt. Je nach der Länge bilden die Röhren mehr oder weniger Windungen. Der Endabschnitt ist als Ovarium zu betrachten (Fig. 75. *ov*), aus welchem meist ein weiterer Abschnitt (Eileiter *d. o*) in einen als Uterus (*u*) bezeichneten Canal führt, welcher durch eine enge Scheide ausmündet. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt immer ventral, vor dem After, meist nahe an der Mitte der Körperlänge. Durch eine Vermehrung der weiblichen Geschlechtsröhren bis auf fünf, aber auch durch Rückbildung einer der beiden ursprünglich angelegten, entsteht in der Gestaltung des Apparates eine Mannichfaltigkeit, die, gleichwie bei den männlichen Organen, durch verschiedengradige Differenzirung der einzelnen Abschnitte gesteigert wird.

Fig. 75.



Von den Gordiaceen schliesst sich wenigstens Mermis an die übrigen Rundwürmer hinsichtlich der Geschlechtsorgane an. Bei Gordius vereinigen sich in beiden Geschlechtern die Ausführgänge der paarigen Keimdrüsen mit dem Enddarm, wie dies bei den Nematoden nur für den männlichen Apparat der Fall ist.

Ziemlich abweichend verhalten sich die Chätognathen (Sagitta). Sowohl die bestehende Zwitterbildung, wie auch die Lagerung der Organe, macht eine Beziehung auf den Apparat der Nematoden vorläufig unmöglich. Männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen liegen seitlich am Hinterende, vorne die Ovarien und hinter diesen die Hoden, mit denen der Körper des Thieres abschliesst. Die letzteren öffnen sich in einen kurzen, vorwärts gerichteten, über die Leibesoberfläche etwas verlängerten Ausführgang, der häufig mit Samenmasse prall gefüllt erscheint, und so zugleich als Samenblase fungirt. Die Ovarien springen je nach dem Entwickelungszustande ihrer Contenta

Fig. 75. Weibliche Geschlechtsorgane von Ascaris lumbricoides. *ov* Ovarien, *do* Eileiter. *u* Uterus. *v* Scheide.

verschieden stark in die Leibeshöhle des Thieres vor. Sie verlaufen von vorn nach hinten, und öffnen sich mit einer gleichfalls vorstehenden kurzen Röhre nach aussen, mit welcher ein neben dem Ovarium gelagertes Receptaculum seminis vereinigt ist.

§ 143.

Weniger im Anschlusse an die Organisation anderer Würmer stellen sich die Acanthocephalen dar, deren Trennung der Geschlechter auch hier einen höher entwickelten Zustand ausdrückt. Ein die Leibeshöhle durchziehender, vielleicht als Darmrudiment zu deutender Strang (Ligamentum suspensorium) trägt bei den Männchen samen-, bei den Weibchen eierbereitende Organe. Die Hoden erscheinen als zwei rundliche, über einander liegende Drüsen, von denen je ein vas deferens sich zum Hinterleibe begibt, um dort mit den Ausführgängen einer Anzahl schlauchförmiger Drüsen in das Begattungsorgan zusammen zu münden. Das letztere besteht aus einem saugnapfartigen Gebilde, in dessen Mitte ein konischer Fortsatz, der Penis liegt. Dieser Apparat kann vorgestreckt und zurückgezogen werden. Er umfasst bei der Begattung das ähnlich gestaltete Hinterleibsende des Weibchens, dessen Eier sich in einem mit der strangförmigen Axe (Fig. 76 *s*) verlaufenden, bald ihr angelagerten, bald von ihr theilweise umschlossenen Ovarium entwickeln (*o*). Sie gerathen in die Leibeshöhle und werden durch die Mündung eines glockenförmigen Organes (*g*) aufgenommen, welches vom Hinterleibsende aus nach innen vorspringt, und in den kurzen, durch eine enge Scheide ausmündenden Uterus führt.

Nicht minder eigenartig verhalten sich die Geschlechtsorgane der Onychophoren, deren männliche Organe als gewundene und ramificirte Schläuche erscheinen, welche den Darmcanal theilweise bedecken, und zwei weitere Canäle nach vorne treten lassen. Diese gelangen am

Fig. 76.

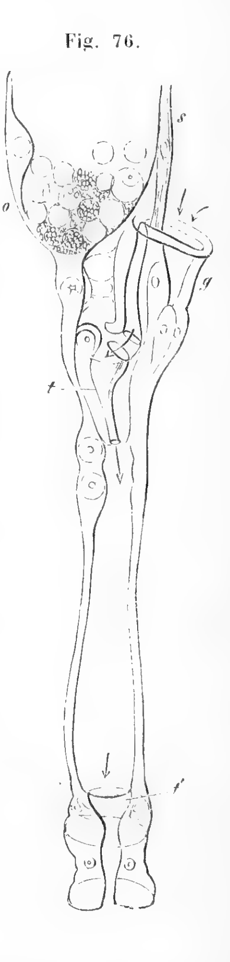


Fig. 76. Hinterer Abschnitt des weiblichen Geschlechtsapparats von Echinorhynchus. *o* Ovarium. *s* Ligamentum suspensorium. *g* Glockenförmiges Organ. *t* Trichter. *t'* Endabschnitt der Oviducte. Die Pfeile deuten den Weg der Eier an, um von der Leibeshöhle nach aussen zu gelangen. (Nach Greeff.)

ersten klauenlosen Fusspaar zur Ausmündung. Den weiblichen, mit dem männlichen in einem Individuum vereinigten Apparat bilden zwei an der Bauchfläche des Darms verlaufende Schläuche, welche am vorletzten Körpersegmente zu gemeinsamer Mündung vereinigt sind.

§ 144.

Die Hirudineen bieten in der Anordnung ihres Geschlechtsapparates unter allen gegliederten Würmern die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Plattwürmern, besonders zu Trematoden und dendrocölen Turbellarien. Dies beurkundet nicht blos ihr Hermaphroditismus, sondern auch die Duplicität der meist symmetrisch vertheilten Keimdrüsen, sowie die Ausmündung des gesammten Apparates in der ventralen Medianlinie. Die Lage der männlichen Geschlechtsöffnung vor der weiblichen wiederholt das bei den Seeplanarien bestehende Verhalten. Für die männlichen Organe (Fig. 77) besteht immer eine grössere Anzahl (5—12 Paare) von Keimdrüssen (*t*), die einer Anzahl von Metameren entsprechend als rundliche Körper zu beiden Seiten aufgereiht sind. Von jedem führt ein Ausführgang zu einem lateral verlaufenden Vas deferens (*vd*), welches vor dem ersten Hodenpaare unter Erweiterung seines Lumens mehrfache Windungen bildet (*vs*). Aus diesem meist knäuelförmigen Abschnitte setzt sich ein mit dem der anderen Seite zusammenlaufendes Endstück gegen die Geschlechtsöffnung fort. Reichliche Drüsenschläuche (*g*) vereinigen sich mit den vereinigten Ausführgängen, und stellen nicht selten, ähnlich wie bei Planarien, eine ansehnliche acinöse Masse dar (Clepsine). Als Begattungsorgane fungiren entweder die beiden Endstücke des Vas deferens, die sammt einem Theile der sie umgebenden Drüse in Gestalt einer Blase aus dem Körper hervortreten (Clepsine, Piscicola), oder es ist ein besonderes Begattungsorgan vorhanden, welches die Enden der Samenblase aufnimmt. In diesem Falle (Sanguisuga, Haemopis u. a.) entwickelt sich der aus der Vereinigung der beiden Samenleiter gebildete Abschnitt zu einem stark muskulösen Gebilde (*p*) dessen dünneres Ende in der Regel gegen den Anfangstheil umgebogen einen kurzen Penis vorstellt. Wie bei Planarien und Trematoden liegt dieser in einer an der Genitalöffnung mündenden Penistasche geborgen, aus der er bei der Begattung hervorgestreckt wird.

Fig. 77.

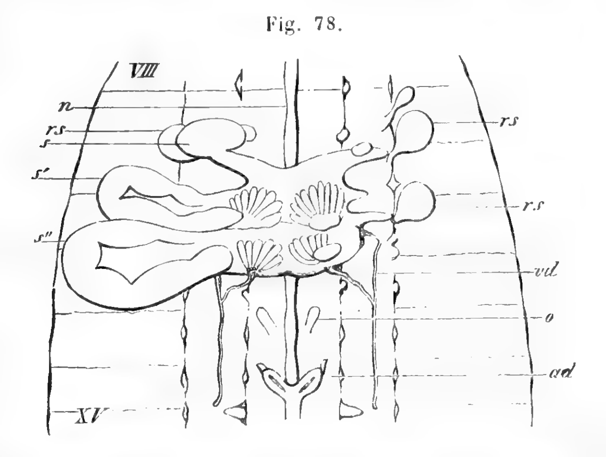
Fig. 77. Geschlechtsorgane eines Egels. *t* Hoden. *vd* Vas deferens commune. *vs* Gewundener Theil des Samenleiters, einer Samenblase analog. *p* Penis. *g* Drüsen. *o* Ovarien. *u* Scheide.

Auch der weibliche Apparat der Hirudineen zeigt vielfache Anschlüsse an das Verhalten mancher Plattwürmer (Seeplanarien). Die dort im Körper vertheilten Eierstöcke haben sich in zwei bald rundliche, bald schlauchartige oder gelappte Organe (*o*) concentrirt, die nahe der Mittellinie des Körpers, hinter dem männlichen Ausleiteorgane liegen. Sie münden bei einigen ohne complicirtes Verhalten mit kurzem Oviducte an der weiblichen Geschlechtsöffnung aus (Rüsselegel). Bei anderen vereinigen sich die engen Oviducte zu einem längeren gemeinsamen Abschnitte (Hirudo). Der von einer Drüsenschichte in mehreren Windungen zusammengehaltene gemeinsame Eileiter erweitert sich dann in dem Endstück (*u*) der Ausführwege zu einer Scheide. — Diese Organisation des Geschlechtsapparates gilt übrigens nicht für alle Hirudineen. Bei Branchiobdella entbehren die Keimdrüsen noch des unmittelbaren Zusammenhanges mit den Ausführwegen, und letztere werden, wenigstens für das Sperma, durch Schleifencanäle repräsentirt, und ergeben dadurch mit einem Theile der Scoleinen im Einklange stehende Einrichtungen.

§ 145.

Bei den Scoleinen liegen die Organe in vorderen Segmenten, meist die Strecke vom 8—15ten einnehmend. Zwei verschiedene

Fig. 78.



Typen des Geschlechtsapparates sind auseinanderzuhalten. Der eine findet sich bei den Terricolen ausgeprägt, und hat seinen wesentlichsten

Fig. 78. Geschlechtsorgane des Regenwurmes. Der diese Organe enthaltende Körperabschnitt ist von oben her geöffnet und die Wände seitlich ausgebreitet dargestellt, das VIII—XVte Segment umfassend. *n* Bauchganglienkette. *s s' s''* Ausbuchtungen der Hoden. *vd* Ausführgänge derselben. *o* Eierstock. *ad* Eileiter. *rs* Receptaculum seminis. (Nach Hering.)

Charakter in der Selbständigkeit der Ausführorgane. Den männlichen Theil des Apparates der Lumbricinen bilden zwei Hodenpaare, welche mit weiten Säcken in Zusammenhang stehen, in denen die Elemente des Samens sich weiter entwickeln. Jedes Hodenpaar besitzt eine solche (Fig. 78. *s′ s″*), quer über die Medianlinie sich hinwegziehende und wieder mit seitlichen Aussackungen versehene Samenblase. In jeder liegen zwei trichterförmig gestaltete, seitlich in den Samenleiter sich fortsetzende Organe. Die beiden Samenleiter jeder Seite vereinigen sich zu einem gemeinsamen nach hinten ziehenden Gange (*vd*), der jederseits gesondert an der Bauchfläche ausmündet. An demselben Segmente finden sich zwei vorstülpbare, aus Modificationen von Borstenfollikeln hervorgegangene Copulationsorgane. Vom weiblichen Theil des Geschlechtsapparates sind die Ovarien (*o*) die wenigst voluminösen Gebilde. Sie liegen hinter dem zweiten Hodenpaare, zu beiden Seiten des Bauchmarks. Hinter ihnen finden sich zwei mit weiten abdominalen Ostien beginnende an ein Dissepiment befestigte Eileiter (*od*), welche mit kurzem Canale an dem vor der Ausmündung der männlichen Apparate befindlichen Segmente nach aussen führen. Hiezu kommen noch mehrere Paare (meist zwei) in der Nähe der Hoden liegender Samentaschen (Receptacula seminis) (*rs*), grosse rundliche Organe, die ohne innere Beziehungen zum männlichen Apparat mit einem kurzen Gange ausmünden. — Das paarige Verhalten der Geschlechtsöffnungen, die Lagerung der weiblichen vor der männlichen, endlich der Verbindung der beiderseitigen Hoden unter einander, bilden eine unter den gegenwärtig lebenden Verwandten, soviel bis jetzt bekannt, nichts Aehnliches bietende Einrichtung.

Schon bei den Limicolen bestehen andere Organisationen. Beiderlei auch hier in einem Individuum vereinigte Geschlechtsorgane entbehren der eigentlichen Ausführgänge. Man kann annehmen, dass die bei Lumbricinen vorhandenen Oviducte, wie Samenleiter und Samenblasen nicht zur Ausbildung kamen, so dass nur Ovarien, Hoden und Receptacula seminis bestehen. Einige der als Schleifencanäle bekannten, bei den Lumbricinen dem Geschlechtsapparate fremd bleibenden Excretionsorgane (vergl. S. 180) bilden die Ausführorgane der Zeugungsstoffe, und gehen dieser Function entsprechende Umwandlungen ein. Als Keimdrüsen fungiren Stellen der Dissepimente, an denen die Entwickelung der Zeugungsstoffe meist unpaarige sackartige Ausbuchtungen bildet, welche weit in den Raum der Leibeshöhle einragen, häufig auch durch mehrere Segmente sich hindurch erstrecken. In der Regel finden sich mehrere (bis zu 4) Hoden in verschiedenen Segmenten. Von Eierstöcken ist meist nur ein Paar vorhanden. Da diese seitlich gelagerten Organe sich wie die Hoden, bei reichlicher Entwickelung ihrer Producte durch mehrere Segmente hindurchdrängen, scheinen sie die unpaaren Hoden zu umschliessen (Tubifex). Die Zeugungsstoffe gelangen nach ihrer Ablösung von den Keimstätten in

die Leibeshöhle. Bei einigen (Enchytraeus) lösen sich Klumpen von Eikeimen ab, von welchen immer Einer sich zur Reife entfaltet.

Die Ausführwege des Samens bestehen aus den bereits erwähnten Schleifencanälen, deren in der Regel ein Paar, wie bei Branchiobdella unter den Hirudineen, mehrfache grösstentheils im Volum sich äussernde Modificationen zeigt. Die trichterförmige innere Mündung liegt wie die anderer Schleifencanäle in dem nächst vorgehenden Segmente. Der mit ihr beginnende, durch reichliche Wimperung ausgezeichnete Canal windet sich in vielen Touren zu dem nach aussen mündenden Endstücke, welchem ein ansehnliches gelapptes Drüsenorgan eingefügt ist. Das Endstück bildet vor seiner Ausmündung eine Ampulle, in welche es eine Strecke weit einragt, und sich von hier aus umstülpend, zugleich ein Begattungsorgan darstellt. Die Ausführwege der Eier sind entweder eigene, gleichfalls aus modificirten Schleifencanälen entstehende Oviducte, oder sie sind functionell mit den Samenleitern verbunden. In diesem Falle besteht das erweiterte Endstück der letzteren aus einer Doppelröhre; die innere ist die Fortsetzung des Samenleiters, die äussere, diese umgebende, fungirt als Oviduct.

§ 146.

Die Chätopoden stehen der letzterwähnten Abtheilung der Scoleinen hinsichtlich des Geschlechtsapparates sehr nahe. Bei wenigen jedoch erhält sich die Zwitterbildung, und geschlechtliche Trennung ist mit der freieren Lebensweise Regel geworden. Die Keimstoffe entstehen an den Wandungen der Leibeshöhle, worin sich die Gephyreen im Anschlusse finden lassen. In der Regel sind die als Keimstätten der Eier oder des Sperma erscheinenden Stellen einzig durch diese Producte ausgezeichnet (Fig. 79. *o*) und entbehren der besonderen Vorrichtungen, daher sie nur zur Zeit ihrer Function unterscheidbar sind. Sie halten bei den einzelnen Gattungen oder Arten die gleiche Localität ein; so finden sie sich z. B. bei Eunice seitlich vom Bauchmarke. Eine Beschränkung auf eine geringe Anzahl von Segmenten, wie sie noch bei den Scoleinen bestand, kommt nur in einzelnen Fällen vor. Die an der Körperwand entstandenen Geschlechtsproducte lösen sich mit ihrer Reife ab, oder werden selbst in unreifem Zustande frei und gelangen in die Leibeshöhle (Fig. 79.), wo sie in letzterem

Fig. 79.

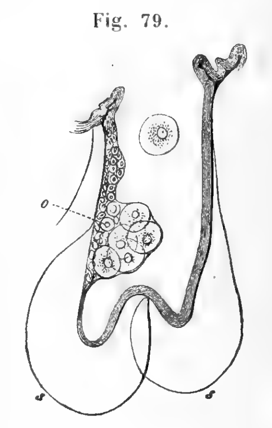


Fig. 79. Ein Parapodium von Tomopteris. *s s* Schuppenartige Bildungen des Integuments, welche an zwei, einem ventralen und dorsalen Parapodium anderer Anneliden homologen Fortsätzen enstpringen. *o* Ovarium, als ein Haufen von Zellen, von denen die Eibildung ausgeht.

Falle sich noch weiter bilden. Als Ausführwege sowohl für männliche als weibliche Zeugungsstoffe werden auch hier die Schleifencanäle verwendet, doch sind es gerade diese Puncte, welche noch genauerer Untersuchung bedürfen. Auch für die Gephyreen dienen, wie oben (S. 178) bemerkt, die nur in geringer Zahl bestehenden Homologa der Schleifencanäle als Hilfsorgane der Geschlechtsfunction, und bieten noch bedeutendere, jedoch einer genaueren Prüfung harrende Modificationen.

Eine selbständige Stellung muss dem Geschlechtsapparate der Räderthiere eingeräumt werden. Mit dem der Chätopoden hat er nur das diöcische Verhalten gemeinsam und unterscheidet sich, wie von dem Geschlechtsapparate aller Annulaten, durch das einmalige Vorkommen der bezüglichen Organe. Die Geschlechter sind nicht blos durch die Organe der Fortpflanzung verschieden, sondern auch durch ihre übrige Organisation. Ausser durch geringere Grösse sind die Männchen durch Rückbildungen verschiedener Organsysteme, vorzüglich des Darmcanals ausgezeichnet. Der Hoden besteht aus einem einfachen, am Hinterleibe ausmündenden Schlauche, dem zuweilen noch accessorische Drüsenschläuche verbunden sind. Beim weiblichen Geschlechte nimmt das platte Ovarium, eine ventrale Lage ein und mündet mit kurzem Oviducte in die Cloake. Der Oviduct zeigt erweiterte, zur Aufnahme von Eiern dienende Abschnitte, und stellt damit einen Uterus vor, in welchen bei gewissen Arten die Eier ihre Entwickelung zum Embryo antreten.

§ 147.

Die Geschlechtsproducte der Würmer besitzen für die meisten Abtheilungen übereinstimmende Formen. Das Ei wird durch eine in verschiedenem Maasse modificirte Zelle repräsentirt. Eigenthümlich verhält sich die Entstehung der Eier bei den Nemathelminthen durch Sprossung von einem gemeinschaftlichen kernhaltigen Protoplasmastrange, dem Inhalte der röhrenförmigen Ovarien. Bei gleichzeitiger Bildung einer grösseren Menge von Eiern erscheint der Rest des Protoplasma als eine die Röhre durchziehende Axe (Rhachis), die ringsum mit keilförmig gestalteten Eiersprossen besetzt ist. Die Eier bilden bei allen jenen, welche Dotterstöcke besitzen, nicht das einzige zum Aufbau des Embryo verwendete Material, vielmehr wird dieses durch die Producte der Dotterstöcke — Dotterzellen — vervollständigt (Vergl. § 138). Das als Ei erscheinende Gebilde besteht also aus einem Complexe von Zellen, von denen nur eine in dem Werthe einer Eizelle sich forterhalten hat. Fast allgemein empfangen die Eier Umhüllungen sehr mannichfacher Art. Bald ist es nur eine Eiweissschichte, bald eine solche mit einer festwerdenden Schale. Die Formelemente des Sperma sind aus einem rundlichen oder länglichen Körper gebildet, von dem ein feiner beweglicher Geisselfaden sich fortsetzt. Abweichend hievon verhalten sich wieder die Nematoden, deren Samenelemente

ähnlich den Eiern von einer Rhachis sprossen. Die so entstehenden Zellen vermehren sich weiter, und stellen zellenähnliche Körper vor, die wohl amöboïde Bewegungen vollführen, aber es nicht zur Geisselbildung kommen lassen.

Die Samenfäden werden bei vielen Ringelwürmern in besonderen Abschnitten der männlichen Ausführwege in bestimmt geformte Massen vereinigt — Spermatophoren — die als solche in den weiblichen Apparat übertragen werden. Solche aus nur verklebten Samenfäden geformte Spermatophoren besitzen manche Scoleinen. Mit einer äussern Umhüllung versehene Spermatophoren kommen bei Hirudineen vor.

Leibeshöhle.

§ 148.

Die erste Sonderung eines zwischen Darmschlauch und Integument gelegenen, zur Bildung eines Gefässsystems führenden Hohlraumsystems geschieht bei den Würmern mit der Entstehung einer Leibeshöhle. Die Verbreitung des durch den Darm gewonnenen Nährmaterials im Organismus erfolgt dann nicht mehr wie bei den Cölenteraten mit continuirlicher von der Darmwand ausgehender Durchtränkung der Gewebe, sondern es sammelt sich die ernährende Flüssigkeit in einem perienterischen Raume und vermag hier sowohl mit vom Darmcanal als vom Integumente aus differenzirten Organen in Beziehung zu treten.

Mit Hinsicht auf die erste Anlage des Leibes ist es das Mesoderm, in welchem die Leibeshöhle erscheint.

Bei einer grossen Anzahl von Würmern fehlt jener perienterische Raum (Cöloma nach Häckel) entweder vollständig, oder er ist nur in einzelnen Spuren vorhanden. Die Mehrzahl der Plattwürmer gehört hieher, dann die Nemathelminthen, auch einzelne Andere wie Pedicellina. Ausgebildet ist das Cölom bei Räderthieren, Bryozoën, und fast allen Annulaten. Einen continuirlichen, meist sehr weiten Raum bildet es bei den Bryozoën; auch bei den Tunicaten besteht es, ebenso als weiter Raum bei den Gephyreen. Bei den Annulaten entspricht das Verhalten der Leibeshöhle der Metamerie des Körpers, was bei den Anneliden am meisten ausgesprochen ist. Von der Leibeswand erstrecken sich Scheidewände (Dissepimente) zum Darmrohr und bilden so eine Folge einzelner, je einen Darmabschnitt etc. enthaltender Kammern. Mit der Reduction der Dissepimente auf einzelne Stränge fliessen die Kammern mehr oder minder vollständig zusammen, und so geht bei vielen bald auf einzelnen, meist am Vordertheile des Körpers gelegenen Strecken bald in der ganzen Länge eine Auflösung der Einzelkammern und die Bildung eines einzigen, meist noch von Dissepiment-

Resten in Gestalt von Fäden oder Faserzügen durchsetzten Leibesraumes hervor.

Die perienterische Flüssigkeit ist meist wasserklar und führt bei den meisten Formelemente, zuweilen in reichlichem Maasse. Bei Communication des Gefässsystems mit der Leibeshöhle ist das Contentum der letzteren mit jenem des ersteren gemeinsam. Die Bewegung der Flüsigkeit ist von den Actionen der Körperwand abhängig, somit vollzieht die Locomotion bei vielen zugleich einen Umtrieb der ernährenden Flüssigkeit und damit erscheint die niederste Form einer Circulation.

Die Leibeshöhle steht durch mancherlei Einrichtungen in Communication mit dem umgebenden Medium, dem Wasser. Hieher zählt der Excretionsapparat mit seinen inneren Mündungen (vergl. § 133), aber auch noch besondere Oeffnungen sind bekannt. So bei den Bryozoën, wo jene Oeffnung zugleich zur Ausfuhr der Geschlechtsproducte dient, dann bei den Rotatorien, deren Oeffnung meist in eine Röhre (Sipho) ausgezogen ist (vergl. Fig. 68. *s*). Auch für die Anneliden ist das Vorkommen ähnlicher Oeffnungen erwiesen.

Fig. 80.



Gefässsystem.

§ 149.

In den im Mesoderm sich sondernden Hohlraumbildungen ist der Anfang für die Entstehung eines complicirteren Canalsystems zu sehen, welches allmählich besondere Wandungen empfangend in Blutgefässe übergeht. Längscanäle bilden die ersten Hauptstämme, wie zuerst bei den Nemertinen ersichtlich ist. Von den drei Hauptstämmen nehmen zwei (Fig. 80. *l l*) einen lateralen Verlauf; ein dritter (*d*) liegt dorsal in der Mittellinie. In der Kopfgegend bilden die Seitengefässe mehrfache, in der Regel das Gehirn umziehende Windungen, und verbinden sich mit dem Rückengefässe, sowie weiter nach vorn zu untereinander. Am hintern Körperende stehen alle drei Stämme auf einfachere Weise unter sich in Verbindung. Mit diesen drei Gefässstämmen stehen bei einigen Gattungen noch andere in Zusammenhang, indem dünne Quergefässe Rückengefäss und Seitengefäss in regelmässigen Abständen anastomosiren lassen. Dadurch zeigt die ganze Einrichtung eine Art von Gliederung und entspricht der auch sonst angedeuteten Metamerie.

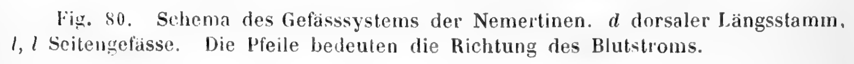


Fig. 80. Schema des Gefässsystems der Nemertinen. *d* dorsaler Längsstamm, *l*, *l* Seitengefässe. Die Pfeile bedeuten die Richtung des Blutstroms.

Unentschieden bleibt für jetzt, ob das bei den Acanthocephalen durch zwei im Hautmuskelschlauch verzweigte Längsstämme sich darstellende Canalsystem, welches auch mit den Canälen der Lemnisci (S. 176) sich verbindet, hier angereiht werden kann.

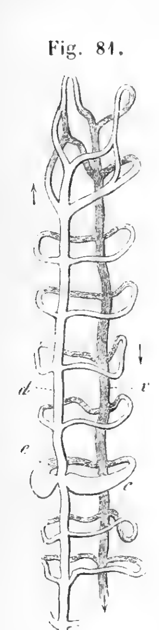
§ 150.

Das Gefässsystem der Annulaten knüpft sich an jenes der Nemertinen in allen wesentlichen Verhältnissen an. Fast bei allen bestehen dorsale und ventrale oder auch lateral verlaufende Längsstämme durch Queranastomosen unter einander verbunden, sowie vorne und hinten in einander übergehend. Das dorsale, über dem Darm verlaufende Längsgefäss bietet die constantesten Verhältnisse; es ist stets contractil, und der Blutstrom bewegt sich in ihm von hinten nach vorne zu. Es entspricht dem dorsalen Mediangefässe der Nemertinen, sowie die beiden Lateralstämme des letzteren dem ventralen Gefässe der Annulaten entsprechen dürften. Diese Gefässe sind nicht bei allen Annulaten abgeschlossen, vielmehr stehen sie auch mit weiteren Räumen in Zusammenhang, die eine Leibeshöhle repräsentiren. Das gesammte Gefässsystem ist also hier nicht vollständig gesondert. Die Leibeshöhle persistirt in offner Verbindung mit dem Gefässsystem bei den Hirudineen, wie daraus hervorgeht, dass Organe, die sonst in ersterer liegen, in blutführende Räume eingeschlossen sind. Solcher Sinusse bestehen gewöhnlich drei. Ein mittlerer, den Haupttheil der Leibeshöhle darstellender hält bei Clepsine und Piscicola den Darmcanal und das Bauchmark umschlossen, vielleicht auch einen Theil des Dorsalgefässes, wo nicht, wie bei Piscicola, ein besonderer dasselbe bergender Sinus besteht. Zwei pulsirende laterale Gefässe (s. oben Fig. 50. *B l*) stehen theils mit dem Mediansinus, theils unter sich durch Queranastomosen in Verbindung. Bei Hirudo und Verwandten erscheint der Mediansinus nur am Kopftheile in seiner früheren Beziehung, indem er den Schlundring umgibt. Am übrigen Körper ist er nur ventral entwickelt, und hält des Bauchmark (s. oben Fig. 50. *B n*) umschlossen. Dieses Schwinden des grossen Sinus ist auf Rechnung der Ausbildung eines feinen Gefässnetzes zu setzen, welches an seiner Stelle sich entwickelt hat, und ähnlich auch die Querverbindungen der Längsstämme betrifft. Aus den auf den Darm sich vertheilenden Gefässen bilden sich neue Längsstämme. Während hier durch Combination der primitiven Medianstämme mit einem aus Lacunen der Leibeshöhle sich sondernden Canalsysteme ein complicirter Apparat sich ausbildet, kann durch völliges Verschwinden jener Medianstämme das ganze Gefässsystem sich einfacher darstellen. Solches ist bei Nephelis der Fall, wo ein weiter Mediansinus und zwei Lateralgefässe vorkommen.

Dieser aus einem lacunären System hervorgegangene Gefässapparat hat bei den Hirudineen nicht blos seine Entstehung, sondern auch sein

Ende gefunden, denn bei den Anneliden ist die Scheidung des Gefässsystems von der Leibeshöhle fast durchgehend entwickelt. Wo sie fehlt, sind nicht Weiterentwickelungen, wie sie die Differenzirung der Leibeshöhle der Hirudineen bot, sondern Rückbildungen im Spiele.

Fig. 81.



Das Rückengefäss (Fig. 81. *d*) lagert in der Regel dem Darmcanal unmittelbar auf, und erscheint häufig in einer denselben bekleidenden Schichte eingebettet. Ausser den vorderen und hinteren Verbindungen finden noch seitliche, den Metameren entsprechende statt. Sie theilen sich in solche, die den Darm unmittelbar umfassen und in dessen Wand oft ein reich entwickeltes Capillarnetz herstellen (viscerale Gefässe) und in solche, welche in die Leibeshöhle ragen, entweder zu den Wandungen derselben, oder zu den Anhangsgebilden gehen (parietale Gefässe). Bei den Scoleïnen ist das Verhalten der Anordnung meist gleichmässig durch den ganzen Körper. Als pulsirende Theile erscheinen ausser dem dorsalen Längsstamme häufig noch die Quergefässe, die dann zu einem oder mehreren Paaren beträchtlich erweitert sind (Fig. 81. *c*). In dieser Differenzirung eines Abschnittes des Gefässsystems ist der Anfang zur Ausbildung eines Centralorgans für den Kreislauf, eines Herzens, zu erkennen, die am häufigsten vom dorsalen Stamme, oder den Querästen ihren Ausgang nimmt. Sehr selten ist das Bauchgefäss contractil. Durch Entwickelung feiner Gefässnetze, wie solche z. B. bei Lumbricus als Capillaren im Körper weit verbreitet sind, entstehen neue Complicationen des Baues. Von den Hirudineen schliesst sich Branchiobdella im Gefässsystem an die einfacheren Befunde der Scoleïnen an.

§ 151.

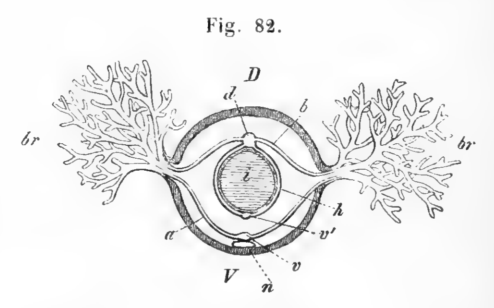
Von umgestaltendem Einflusse auf die Vertheilung und Differenzirung des Blutgefässsystems ist die Entwickelung der Athmungsorgane. Bei den Scoleïnen sind solche nicht als discrete Organe vorhanden, und es kommt entweder der gesammten Körperoberfläche, oder der Leibeshöhle durch Wasseraufnahme eine Bedeutung für die Athmung zu. Wir sehen daher keine belangreichen Verschiedenheiten des Gefässapparates an den einzelnen Körperabschnitten, und nur bei einigen im Schlamme des Süsswassers lebenden, z. B. Lumbriculus, deren Hinterleib bei der

Fig. 81. Vorderer Abschnitt des Blutgefässsystems einer jungen Saenuris variegata. *d* Dorsalgefäss. *v* Ventralgefäss. *c* Herzartig erweiterte Queranastomose. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

Respiration vorwiegend betheiligt ist, zeigen die parietalen Gefässschlingen eine mächtigere Entfaltung.

Auch unter den Chätopoden sind noch jene einfacheren Verhältnisse vorhanden, doch wird die grössere Differenzirung des Kopfes sowie des Munddarmes von einigen Aenderungen des Gefässsystems begleitet. Mit dem Auftreten von Kiemen setzt sich der parietale Gefässapparat in diese fort, indem im einfachsten Verhalten eine Gefässschlinge in den als Kieme fungirenden Anhang tritt. Dabei ergibt sich die Andeutung einer allmählichen Trennung in einen arteriellen und venösen Abschnitt. Dieser Zustand wiederholt sich mit der Vertheilung von Kiemen über eine grosse Anzahl von Metameren, wie solches z. B. bei Eunice, auch noch bei Arenicola, besteht. Vom Dorsalstamme gehen hier ausser zum Darme, noch Gefässe zu den seitlich sitzenden Kiemen, von denen wieder je ein Gefäss in den Bauchstamm zurückführt. (Vergl. Fig. 82.) Aehnlich verhalten sich die Hermellen, deren Kiemen nur einen einzigen centralen Hohlraum besitzen, so dass keine anatomische Scheidung für das ein- und austretende Blut besteht. Bei Arenicola findet sich dies Verhalten nur an der hintern Körperhälfte. Für die vordere Hälfte der Kiemen tritt das eine Kiemengefäss zum Hauptbauchstamme, das andere zu einem visceralen Ventralgefässe.

Fig. 82.



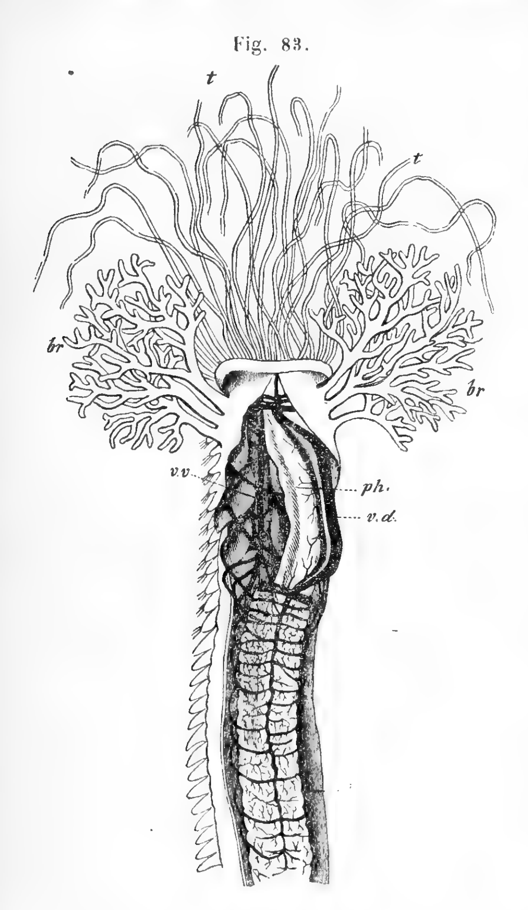
Mit der Beschränkung der respiratorischen Anhänge auf eine kleinere Körperstrecke, wie solches z. B. bei Tubicolen der Fall ist, verbindet sich eine grössere Ungleichheit in der Ausbildung einzelner Gefässabschnitte. So erweitert sich bei den Terebellen (Fig. 83) das Dorsalgefäss (*v d*) über dem muskulösen Munddarme in einen ansehnlichen Schlauch, der nach den Kiemen (*br*) sich in Aeste vertheilt, und somit als »Kiemenherz« fungirt. Aus den Kiemen kehren rückführende Gefässe zum Ventralgefäss. Die Function eines Centralorgans geht bei manchen, wie bei den Scoleïnen, auf Queranastomosen über. Eine solche vom ventralen Darmgefäss zum Rückengefäss leitende ist auch bei den Terebellen vorhanden und bildet functionell einen Theil des herzartigen Abschnittes des Rückengefässes. Dieser verbindet sich

Fig. 82. Schematischer Querschnitt durch die hintere Körperhälfte von Arenicola zur Darstellung des Verhaltens der Gefässe. *D* Rücken-, *V* Bauchseite. *n* Bauchmark. *i* Darmhöhle. *br* Kiemen. *v* Bauchgefässstamm. *a*, *b* Kiemengefässe. *d* Rückengefässstamm. *h* Den Darmcanal umfassender Ast. *v'* Ventrales Darmgefäss.

bei Arenicola mit zwei mächtiger erweiterten Quergefässen, die zum Bauchstamme treten.

Die bei einer spärlicheren Vertheilung von Blutgefässen constantere Anordnung löst sich in jenen Abtheilungen auf, die reiche Gefässverzweigungen am Darme und an der Körperwand besitzen. Wie die Kiemenbildung eine Auflösung der parietalen Queranastomosen hervorruft, so tritt diese auch an den Längsstämmen ein, welche dann streckenweise durch ein Gefässnetz dargestellt sind, aus dem neue Bahnen sich hervorbilden. Die einen Collateralkreislauf bildenden Erscheinungen müssen der Beurtheilung auch dieser Verhältnisse zu Grunde gelegt werden. So ist bei Polyophthalmus der dorsale Medianstamm längs des Mitteldarms aufgelöst. Zwei dorsale und zwei ventrale Stämme gehen aus den vorne wie hinten einfachen Mediangefässen bei den Hermellen hervor, und bei Eunice ist das ventrale, bei Nephthys das dorsale Gefäss paarig vorhanden.

Fig. 83.



Rückbildungen des gesammten Gefässsystemes kommen bei Polynoë vor und führen bei Aphrodite zu einem völligen Mangel desselben, der auch in anderen Abtheilungen (Glycera, Capitella) u. a. beobachtet ist.

Eine Verbindung des bei den Anneliden bestehenden Typus des Gefässsystems mit jenem der Nemertinen kann man bei Balanoglossus erkennen. Sie beruht in dem Vorhandensein medianer und lateraler Längsstämme, deren viscerale Aeste jedoch theilweise die Kiemen-

Fig. 83. Gefässsystem von Terebella nebulosa (das Thier ist vom Rücken her geöffnet). *t* Tentakel (nur zum Theil dargestellt). *br* Drei Kiemenpaare. *ph* Muskulöser Abschnitt des Munddarms (Pharynx). *v* Darm. *vd* Rückengefäss. *vv* Bauchgefäss. (Nach Milne-Edwards.)

gefässe vorstellen, und damit eine von mehreren Würmern sehr abweichende Bildung eingehen (vergl. § 131).

§ 152.

Das Gefässsystem der Gephyreen bietet nicht blos in seinen Beziehungen zum Circulationsapparate anderer Würmer, sondern selbst für die Vergleichung der einzelnen Befunde unter einander nicht leicht verständliche Verhältnisse, zumal auch noch manche bedeutende Lücke in der Kenntniss der anatomischen Thatsachen besteht. Vor Allem betrifft das den Zusammenhang der Räume des Gefässsystems mit der Leibeshöhle, der nur durch die Beschaffenheit der perienterischen Flüssigkeit wahrscheinlich gemacht wird.

Die wesentliche Anordnung des Gefässverlaufes findet sich in zwei Längsstämmen ausgedrückt, welche den bei den Anneliden vorgeführten Hauptstämmen entsprechen. Der ventrale verläuft längs der Leibeswand, indess der dorsale sich an den Darmcanal hält, und ihn auf seinen Windungen und Schlingen begleitet. Die Richtung des Blutstroms ist dieselbe wie im Rücken- und Bauchgefäss der Anneliden.

Am einfachsten ergeben sich beide Gefässe in Jugendzuständen der Sipunculiden. Beide scheinen um den Mund mit einander in Verbindung zu stehen und communiciren dort mit den Hohlräumen der Tentakel. Am hinteren Körperende hängt mit dem Rückengefässe eine Anzahl lebhaft sich contrahirender Blinddärme zusammen. Diese treten bei Sternaspis in einer anderen Bedeutung auf; indem sie auf zwei Gruppen vertheilt nach aussen büschelförmig vortreten, stellen sie Kiemen vor. Bei den Sipunculiden sind ähnliche, aber innere Anhänge längs des ganzen Rückengefässes vertheilt. Das Rückengefäss zeigt sich in seinem Verlaufe gewunden bei Sternaspis, Bonellia und Echiurus. Wo die Tentakel fehlen, geht es durch eine zuweilen in feinere Gefässe aufgelöste, den Mund umfassende Gefässschlinge ins Bauchgefäss über. Durch die mächtige, aus der langausgezogenen Oberlippe entstandene Rüsselbildung der Bonellien wird der vordere Abschnitt des Gefässapparates sehr in die Länge gestreckt. Das Rückengefäss setzt sich hier bis zum Ende des Rüssels fort und theilt sich in zwei, die Rüsselrinne umfassende Zweige, die unterhalb der Mundöffnung im Körper wieder zusammentreten. Bei Echiurus fehlt mit dem Rüssel auch diese Bildung. Das aus der Vereinigung der beiden Gefässschlingen sich bildende Bauchgefäss verläuft bei Echiurus und Sternaspis unter Abgabe vieler seitlichen Aeste nach hinten. Bei Bonellia theilt es sich kurz nach seiner Bildung hinter dem Munde, wird aber dann wieder einfach. Sowohl bei Echiurus als bei Bonellia entsendet es viscerale Gefässe, die mehrfach bei Echiurus vorhanden, im Mesenterium ihren Verlauf nehmen. Das vorderste dieser Gefässe bildet bei Echiurus am Darme eine ansehnliche Erweiterung, von der ein ventrales Darmgefäss abgeht, und zwei den Darm umgreifende Anastomosen zum Rückengefäss. In diesem Ver-

halten ist eine Verbindung zwischen Rücken- und Bauchgefäss ersichtlich wie solche bei den Anneliden in vielfacher Wiederholung sich trifft. Hier ist diese Einrichtung auf eine Stelle beschränkt, oder doch da vorwiegend ausgebildet. Das von dem Annelidentypus Abweichende wird durch die Entfernung des Darmrohrs von der ventralen Medianlinie bedingt, in Folge dessen die Anastomose nicht sogleich paarig, sondern als einfaches Gefäss vom Ventralgefässe hervorgeht. Bei Bonellia sind weitere Umbildungen bemerkbar. Die Queranastomose zu dem längs des Darmes verlaufenden Rückengefäss entwickelt sich jederseits am Darme zu einem ansehnlichen Schlauche, aus dem nach vorne zu das Rückengefäss zu entspringen scheint, da sein hinterer Abschnitt entweder fehlt, oder gegen den erweiterten vorderen bedeutend zurücktritt. Auch in diesem Verhalten sind entfernte Beziehungen zu Anneliden ausgedrückt. Der wichtigste Unterschied besteht also in der Beschränkung der den Darm umgreifenden Queranastomosen auf eine einzige, die zudem in eigenthümlicher Weise umgewandelt ist und somit wieder ein der rudimentären Metamerie entsprechendes Verhalten äussert. Als Organe der Blutbewegung dienen beschränktere oder ausgedehntere Gefässstrecken, die in den einzelnen Formen sehr verschieden sind.

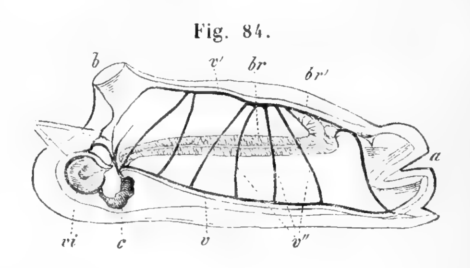
§ 153.

In den bisher betrachteten Formen des Blutgefässsystems war die Rolle des Centralorgans auf die mannichfaltigsten Abschnitte übertragen, und es bot sich in dieser Hinsicht, nicht minder wie in der Zahl der vorwiegend contractilen Strecken eine grosse Mannichfaltigkeit. Dadurch entsteht ein Gegensatz zu den Tunicaten, bei denen das Gefässsystem, wenigstens in den wichtigsten Puncten übereinstimmend, abweichende Verhältnisse bietet. Diese sprechen sich vor allem in dem Vorhandensein eines Herzens aus, welches aus einer Strecke des ventralen Längsstammes hervorgegangen sein muss. Auch da, wo es den einzigen Abschnitt der Blutbahn bildet, hat es eine ventrale Lage. Es erscheint allgemein als rundlicher oder länglicher Schlauch, in der Regel von einem dünnwandigen Pericardium umgeben, zwischen den Eingeweiden und der Kieme angebracht. So nimmt es bei den Appendicularien das frei in der Leibeshöhle circulirende Blut auf und giebt es wieder ab, ohne mit Gefässen in Verbindung zu stehen, so dass die Blutbewegung im Ganzen wenig regelmässig ist. Eine höhere Stufe nehmen die Ascidien ein. Das langgestreckte Herz derselben liegt in der Nähe der Verdauungs- und Geschlechtsorgane und biegt sich an beiden Enden in je ein Gefäss um, von welchen das eine mit den in der Darmwand entwickelten Blutgefässen in Verbindung steht, indess das andere sich in Canäle fortsetzt, die ventralwärts verlaufen und mit den Gefässen der Kieme zusammenhängen. Wie die

dorsalen Kiemengefässe, sowie die im Integument verbreiteten, oft reiche Netze bildenden Canäle mit dem Herzen in Verbindung stehen, ist nicht sicher ermittelt, ebenso fehlt es an bestimmten Angaben über den Zusammenhang des Gefässsystems mit der Leibeshöhle.

Bei den Salpen ist der kurze, dünnwandige, meist durch Einschnürungen abgetheilte Herzschlauch (Fig. 84. *c*) an einem Ende mit einem grossen an der Bauchseite verlaufenden Gefässcanale (*v*) in Verbindung, sowie er an dem andern Ende sich gleichfalls in einen Gefässcanal fortsetzt; der letztere geht bei den mit einem sogenannten Nucleus (*vi*) versehenen Formen in ein diesen durchziehendes Hohlmaschensystem über, welches die Darmgefässe der Ascidien repräsentirt. Bei den übrigen Salpen soll er sich in mehrere, nach dem Rücken verlaufende Zweige theilen die in einen Längscanal sich fortsetzen. Dieses Rückengefäss (*v'*) steht durch eine Anzahl vielfach unter einander anastomosirender Quercanäle (*v''*) mit dem Bauchstamme in Verbindung. Zwischen dem vorderen Theile des Rückengefässes und dem hinteren aus dem Herzen hervorkommenden Gefässe besteht noch eine directe Communication, die durch mehrere die Kieme durchziehende und dort sich verzweigende Gefässe hergestellt wird.

Fig. 84.



Allen Tunicaten eigenthümlich ist die wechselnde Richtung des vom Herzen in Bewegung gesetzten Blutstromes, der bald nach der einen, bald nach der andern Seite hin bewegt wird, so dass also von einem arteriellen oder venösen Abschnitte der Blutbahn nicht wohl die Rede sein kann. Wenn das Herz eine Reihe von Pulsationen nach der einen Richtung hin vollführt hat, so tritt plötzlich ein Moment des Stillstandes ein und es beginnen die peristaltischen Bewegungen des Herzschlauches nach der entgegengesetzten Richtung. Auch diese Erscheinung entspricht einer unvollkommenen Ausbildung des Circulationsapparates.

§ 154.

Den Inhalt der Leibeshöhle wie des Gefässsystems bildet die ernährende Flüssigkeit, deren Formbestandtheile meist wenig diffe-

Fig. 84. Circulationssystem von Salpa maxima. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *br* Kiemenbalken. *br'* Ansatz der Kieme an der oberen Körperwand. *vi* Eingeweideknäuel (Nucleus). *c* Herz. *v* Bauchgefässstamm. *v'* Rückengefässstamm. *v''* Verbindende Quergefässstämme. (Die feineren Verästelungen der Gefässe sind nicht angegeben.) (Nach Milne-Edwards.)

renzirte Zellen sind. Bei bestehender Sonderung des Gefässystems von der Leibeshöhle wird das Contentum des ersteren als **Blut** bezeichnet. Farblos sind dessen Formelemente bei vielen Anneliden wie bei allen Tunicaten. Bei manchen Nemertinen erscheint eine rothe Färbung der Blutzellen (Borlasia), auch bei vielen Anneliden ist die Blutflüssigkeit gefärbt, seltener grün, häufiger roth, wobei in mehrfachen Fällen die Formelemente als Träger des Farbstoffes sich ergeben. Doch besteht bestimmt auch eine Färbung des Plasma z. B. bei Lumbricinen. Die Sonderung des Gefässsystems lässt den Inhalt der Leibeshöhle meist auf einem indifferenteren Zustande, so dass dann ausser dem Blute noch eine stets ungefärbte Perivisceralflüssigkeit (auch als Chylus bezeichnet) vorkommt. Bei rückgebildetem Gefässsysteme erscheint das die Leibeshöhle füllende Fluidum nicht selten, in Uebereinstimmung mit dem Blute anderer, in rother Färbung (Glycereen).

Dritter Abschnitt.

Echinodermen.

Allgemeine Uebersicht.

§ 155.

Eine durch Ausprägung eines besonderen Typus sich enger abgrenzende, und damit selbständiger darstellende Gruppe bilden die Echinodermen. Die Sonderung des Darmcanals unter Bildung einer Perivisceralhöhle unterscheidet sie von den Cölenteraten, sowie die Verkalkung der jene Leibeshöhle umschliessenden Integumentschichte (Perisom) im Zusammenhalte mit der radiären aus mehr als zwei Antimeren bestehenden Körperanlage eine gegen die höher stehenden Abtheilungen ziemlich scharfe Grenzmarke abgibt. Diese Unterscheidung der ausgebildeten Echinodermenform von anderen Typen ist in den Larvenzuständen noch nicht vorhanden, daher auch an diesen verwandtschaftliche Beziehungen mit anderen Typen zu erkennen sind. Diese sind um so mehr hervorzuheben, als der actinoïde Typus der Echinodermen Veranlasung gab, sie mit den Cölenteraten zu einem grossen Kreise, jenem der Radiaten oder Strahlthiere, zusammenfassen, welche Verbindung bei genauerer Prüfung nicht zu rechtfertigen ist. Diese spricht sich in der Erkenntniss der Verwandtschaft mit den Würmern, besonders mit Anneliden und Gephyreen, aus. Sowohl die innere Organisation der Echinodermen, als auch die äussere in der Metamerenbildung sich kundgebende hat diese Vorstellungen fester begründet. Daraus entwickelte sich endlich die durch Häckel aufgestellte, den Echinodermen-Organismus erklärende Hypothese, der zufolge diese Theile aus Stöcken wurmartiger Organismen sich hervorbildeten.

In der Larvenform der Echinodermen zeigt sich eine völlige Uebereinstimmung mit den Larven von Würmern. Wie bei manchen der letztern legt sich auch hier im Innern des Larvenleibes ein neuer Organismus an. Die auftretende Knospung lässt die Differenzirung einer Mehrzahl von Individuen wahrnehmen, und damit tritt die Erscheinung in eine bereits genauer gekannte Reihe ein. Die einzelnen Sprossen sondern sich allmählich bis zu einem gewissen Grade von einander,

um jedoch niemals völlig sich zu trennen, so dass ihnen eine Anzahl von Organen, oder einzelne Abschnitte von Organsystemen gemeinsam angehören. Die knospenden, zu einem einzigen Organismus verbunden bleibenden Individuen verlieren dadurch ihre Selbständigkeit und sinken zur Bedeutung von Körpertheilen (Antimeren) herab.

So bildet sich durch eine eigenthümliche Ontogenese ein besonderer Thierstamm, der die Würmer voraussetzt, da er von ihnen sich ableitet, und desshalb über sie geordnet werden muss.

Die einzelnen Abtheilungen der Echinodermen ordnen sich in folgende Uebersicht:

I. Asteroïda*).
- Asterida.
  - *Asteracanthion, Solaster, Astropecten, Luidia.*
- Brisingida.
  - *Brisinga.*
- Ophiurida.
  - *Ophioderma, Ophiolepis, Ophiothrix, Ophiocoma.*
- Euryalida.
  - *Astrophyton.*

II. Crinoïda.
- Brachiata.
  - *Pentacrinus, Comatula.*

III. Echinoïda.
- Desmosticha (Hkl.).
  - Cidarida.
    - *Cidaris.*
  - Echinida.
    - *Echinus, Echinometra.*
- Petalosticha (Hkl.).
  - Spatangida.
    - *Spatangus.*
  - Clypeastrida.
    - *Clypeaster, Laganum, Scutella.*

IV. Holothuroïda.
- Eupodia.
  - *Holothuria, Molpadia, Pentacta, Psolus. Cuvieria.*
- Apodia.
  - *Synapta, Chirodota.*

Literatur.

Tiedemann, Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesternes und Steinseeigels. Landshut 1816. — Agassiz, Monographie d'Echino-

*) Weil die ältesten Echinodermen umfassend, und auch bezüglich der Organisation den Stammformen am nächsten stehend, müssen die Asteroïden voran gestellt werden. In ihnen beizuzählenden fossilen Formen erscheinen zugleich mit der folgenden Classe (Crinoïden) verwandte Zustände.

dermes vivans et fossiles. Neufschâtel 1838—42. Davon vorzüglich die letzte Lieferung: »VALENTIN, l'Anatomie du genre Echinus« enthaltend. — SHARPEY, Art. Echinodermata in FODD Cyclopaedia II. — FORBES, ED., A history of british Starfishes. London 1841. — J. MÜLLER und TROSCHEL, System der Asteriden. Braunschweig 1842. — QUATREFAGES, Anatomie der Synapta Duvernaea. Ann. sc. nat. II. XVIII. — J. MÜLLER, Ueber den Bau des Pentacrinus caput medusae. Abh. d. Berl. Acad. 1844. — J. MÜLLER, Anatomische Studien über die Echinodermen. Archiv f. Anat. u. Phys. 1850. — Derselbe, Die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852. — Derselbe, Ueber den Bau der Echinodermen. A. B. 1853. — BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. N. A. L. C. XXXI. — SARS, Oversigt of Norges Echinodermer. Christiania 1861. — W. THOMSON, On the embryogeny of Antedon rosaceus Phil. Trans. 1865. II. — CARPENTER, Researches on structure etc. of Antedon rosaceus. Phil. Transact. 1866. — SARS, Mémoire pour servir a la connaissance des Crinoïdes vivants. Christiania 1868. — C. K. HOFFMANN im Niederländ. Archiv f. Zoologie. 1871, 72.

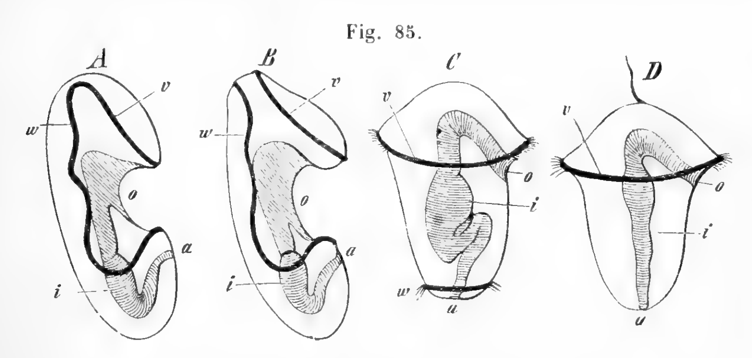
Von gleich grosser Bedeutung sind die Schriften über Entwickelung der Echinodermen: J. MÜLLER, Sieben Abhandlungen über die Larven und Metamorphosen der Echinodermen in den Abhandlungen der Berliner Academie. 1848—55. — AGASSIZ, Embryology of the Starfish. Contrib. to the nat. hist. of U. S. Cambridge 1864.

Körperform.

§ 156.

Die morphologischen Beziehungen der verschiedenen Echinodermenabtheilungen zu einander wie zu den niederen Formen, sind vorzüglich durch die Entwickelung verständlich. Die aus dem Ei hervorgegangene Larve besitzt nur zwei Antimeren (bilaterale Symmetrie) und

Fig. 85.



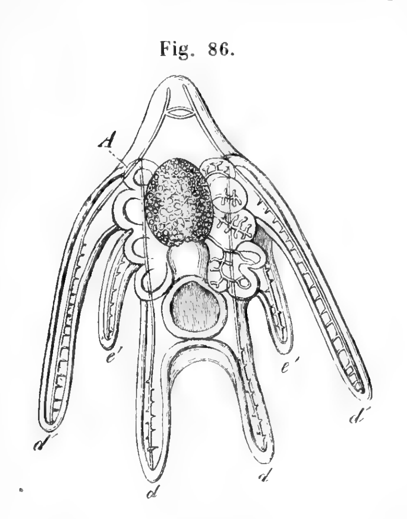
stimmt in allen wesentlichen Puncten mit den Larven von Ringelwürmern überein. Eine Wimperschnur umgibt entweder die den Mund tragende orale Fläche (vergl. Fig. 85. *A*) oder sie ist in zwei

Fig. 85. Larvenformen in seitlicher Ansicht. *A* Larve einer Holothurie. *B* Larve eines Seesternes (Bipinnarientypus). *C D* Wurmlarven. *o* Mund. *i* Magen. *a* After. *v* Praeorale Wimperschnur in *B, C, D* selbständig, in *A* ein orales Feld umsäumend.

Kränze gesondert, davon einer ein praeorales, der andere ein postorales Feld umschliesst (Fig. 85. *B*). Die erstere Larvenform findet sich bei Holothurien, die zweite bei Asteriden. Diese Formen liegen auch den Larven anderer Echinodermen zu Grunde, wobei jedoch bei Ophiuren und Seeigeln eine Anzahl von Fortsätzen sich ausbildet (Fig. 86.), auf welche die Wimperschnur gleichfalls übergeht. In vereinzelten aus Anpassungen erklärbaren Fällen wird die Larvenform übersprungen und der Organismus des Echinoderms geht ohne jenes Zwischenstadium aus dem durchfurchten Eie hervor.

Die Anlage des Echinodermenkörpers erfolgt um den Darm der Larve. Bei den Asteroïden sprossen aus einer gemeinsamen Anlage fünf oder mehr Theile hervor, die künftigen »Arme« oder »Strahlen« des Seesternes (Fig. 86. *A*). Das freie Ende des Strahls erscheint zuerst selbständig, das andere Ende bleibt mit der gemeinsamen Masse verbunden. Dieses entspricht dem Vordertheile, das freie Radienende dem Hintertheile eines Wurmkörpers. Indem die Anlage jedes Armes wächst, erscheinen an ihm Gliedstücke (Metameren) zwischen Basis und Spitze. Jedem Arme eines Seesternes kommt ein gewisses Maass von selbständiger Organisation zu; seine Organe, wie Darm, Nerven- und Gefässsystem, auch Geschlechtsorgane, stimmen in ihren Lagerungsbeziehungen genau mit den homologen Organen von Ringelwürmern überein. Nimmt man von da aus einen Beweggrund, jeden der sprossenden Arme mit einem wurmartigen Organismus zu vergleichen, so wird man den aus dem Sprossungsprocess hervorgehenden Seestern als einem Multiplum solcher Organismen entsprechend beurtheilen müssen, und in der ganzen Erscheinung einen ähnlichen Vorgang sehen, wie er bei andern niedern Thieren Platz greift, z. B. bei den zusammengesetzten Ascidien (vergl. oben §. 99). Es ist ein Sprossungsprocess mehrfacher Einzelthiere, der nicht zu einer vollständigen Trennung der letzteren hinführt, sondern dieselben zu einem Individuum höherer Ordnung verbunden bleiben lässt.

Fig. 86.



Dass in Folge der Unvollständigkeit der Sonderung nicht blos äusserlich ein Zusammenhang der Sprossungsproducte besteht, sondern dass auch eine gewisse Summe innerer Organe verbunden, und daher

Fig. 86. Larve einer Ophiure (Pluteusform). *A* Anlage des Echinoderms mit sprossenden Armen. *d d' e'* Fortsätze des Larvenkörpers mit dem Gerüste von Gitterstäben. (Nach J. MÜLLER.)

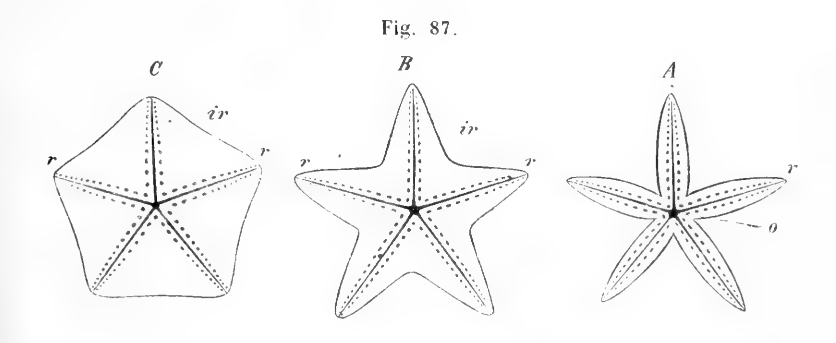
für den Gesammtorganismus gemeinsam bleibt, scheint nicht schwer zu verstehen.

§ 157.

Wir sehen also einen Organismus entstehen, dessen Antimeren in den radiär angeordneten »Armen« sich darstellen, deren jeder ursprünglich den Werth einer Person besitzt. Aus der Concrescenz derselben entsteht ein Individuum höherer Ordnung, ein Thierstock. An jedem der Arme des Seesterns wird eine orale und aborale Fläche unterscheidbar. Die Verbindungsstelle sämmtlicher Arme bildet den gemeinsamen Körper, der die Mundöffnung trägt. Diese liegt an der ventralen Fläche, welche dadurch als orale erscheint und sich der aboralen entgegenstellt. Sie ist an den Armen durch Reihen von schwellbaren und beweglichen Fortsätzen — Ambulacralfüsschen — ausgezeichnet, die an einer längs des Armes laufenden Vertiefung (Ambulacralrinne) angebracht sind. Sie entsprechen einer auch an andern Theilen ausgedrückten Metamerenbildung der Arme. 4 Reihen finden sich bei Asteracanthion, 2 Reihen bei der Mehrzahl der übrigen. Ob diese Gebilde mit den Parapodien der Würmer nahe verwandt sind, ist unbestimmt. Die ventrale Fläche wird nach ihnen als ambulacrale bezeichnet. Ambulacrale und antiambulacrale (dorsale) Flächen besitzen gleiche Ausdehnung.

Das Maass der Selbständigkeit der Arme im Vergleiche zum gemeinsamen Körper ist sehr verschieden, und bei nicht wenigen zeigt

Fig. 87.



sich eine Verkürzung derselben zu Gunsten der Körperscheibe, und lässt dadurch in gleichem Grade (Oreaster, Pteraster, Goniodiscus,

Fig. 87. Drei Formen von Seesternen *A B C*, an denen die Concrescenz und damit das Aufhören der Selbständigkeit der Arme sich allmählich vervollständigt. Alle drei sind von der oralen Körperfläche dargestellt, welche zugleich die ambulacrale ist. Die Ambulacra sind durch Punctreihen dargestellt. *o* Mundöffnung. *v* Radien (Arme). *ir* Interradien.

Asteriscus) die Vorstellung der ursprünglich individuellen Bedeutung der Arme verloren gehen. Die Vergleichung der drei umstehenden Formen von Seesternen (Fig. 87. *A. B. C*) gibt das deutlich zu verstehen. Auch die Zahl der Radien steht bei den Seesternen nicht fest. Sie ist bei einzelnen Gruppen derselben variabel, steigt bei Solaster auf 14, bei Asteracanthion kann sie in einzelnen Fällen auf 4 sinken, doch bilden sich bei der Mehrzahl fünf Radien typisch aus, und lassen dadurch auf eine gemeinsame Abstammung der bezüglichen Abtheilungen schliessen.

§ 158.

Von der für die Seesterne geltenden Form leiten sich die Verhältnisse der übrigen Echinodermen ab, und zwar nach zwei divergenten Richtungen. In beiden kommt es zu einer grösseren Centralisation des Organismus, aber auf verschiedene Weise. In der einen Richtung ergibt sich eine grössere Entfaltung der Arme unter stufenweise ausgeprägtem Verlust der Beziehungen derselben zu den inneren Organen. Bei der andern Richtung spricht sich ein vollständiges Aufgehen der Arme in den gemeinsamen Körper aus. Die Fünfzahl der Radien erscheint constant. Die erstere Erscheinung findet sich bei Brisinga und den Ophiuriden, deren Leib in einen scheibenförmigen centralen Theil (Fig. 88. *s*) und davon ausgehende, aber scharf abgesetzte Arme (*r*) gesondert ist. Die Arme betheiligen sich nur in geringem Grade an der Bildung der Leibeshöhle, welche fast ausschliesslich auf die Körperscheibe beschränkt ist. Den Ophiuren fehlt die Ambulacralfurche, die Ambulacra sind aber noch längs der Arme ausgedehnt.

Fig. 88.

Durch dichotomische vielfach wiederholte Theilungen sind die Arme der Euryaliden bedeutender ausgebildet. Eine flache Rinne setzt sich auf die Theilungen fort. Die in früheren Perioden in grosser Verbreitung und bedeutendem Formenreichthum erscheinenden, gegenwärtig nur in einigen Gattungen vertretenen Crinoïden sind unter Verlust der freien Ortsbegung in festsitzende Zustände übergegangen. Bei der die lebenden Formen mit umfassenden Abtheilung der Brachiata hat sich vom antiambulacralen Theile des kelchförmigen Körpers aus ein oft mächtiger, gegliederter, durch Verzweigungen und Anhangsgebilde complicirter Stiel entwickelt, der zur Befestigung dient. Die nicht immer in der Fünfzahl, häufig zahlreicher vorhandenen Arme

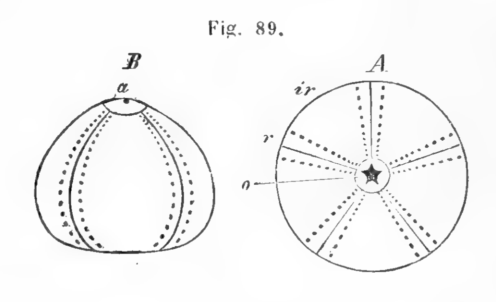
Fig. 88. Schematische Darstellung der Körperform einer Ophiure. *o* Mund. *s* Körperscheibe. *r* Arme.

bieten in der Regel eine bedeutende Ausbildung durch Theilungen oder secundäre Anhänge. Die Ambulacralrinne erstreckt sich auf die Arme und lässt die Ambulacralfüsschen als tentakelartige Gebilde hervortreten. Der festsitzende Zustand ist bei einigen auf die Jugend beschränkt, und später löst sich der armtragende Körper vom Stiele (Antedon, Comatula).

§ 159.

Die andere Reihe der Modificationen der Körperform führt zu den Echinoïden. Die Armbildungen sind als selbständige Theile gänzlich zurückgetreten. Der bei den ächten Seeigeln (Desmosticha) mehr oder minder kugelförmige Körper zeigt die Ambulacralbildung über den grössten Theil der Oberfläche ausgedehnt. Die Ambulacralfelder bilden fünf vom Mundpole (Fig. 89. *A. o*) bis zum entgegengesetzten Pole (Fig. 89. *B. a*) ziehende Streifen, die durch ebensoviele der Saugfüsschen entbehrende Felder (Interambulacra) von einander getrennt sind. Das aborale Polfeld (Apicalpol) wird von der in hohem Grade beschränkten antiambulacralen Fläche eingenommen. Die bei den Seesternen ziemlich gleichmässige Vertheilung von ambulacraler (oraler) und antiambulacraler (aboraler) Oberfläche des Körpers ist also hier vollständig umgeändert, indem die erstere das Uebergewicht über die andere erhielt. Denkt man sich also eine Seesternform, deren Arme ganz in den gemeinsamen Körper übergingen (vergl. Fig. 87. *C*), so wird eine Rückbildung der antiambulacralen Fläche und eine daran geknüpfte Ausbildung der ambulacralen, zur Seeigelform hinüberführen.

Fig. 89.



Diese Einrichtung erscheint bei den Petalostichen theils durch Veränderung der Lagebeziehungen von Mund und Afteröffnung, theils durch die Ambulacralfelder modificirt. In letzterer Beziehung ist die Beschränkung der Ausdehnung jener Felder von Belang. Sie bilden eine auf der Dorsalfläche befindliche fünfblättrige Rosette, von deren Blattenden bei den Clypeastriden noch Spuren einer Fortsetzung der Felder bis zum Munde verfolgbar sind.

In noch höherem Maasse als bei den Seeigeln gehen die Spuren der ursprünglichen Bildung des Echinodermenkörpers aus einem Multi-

Fig. 89. Schematische Darstellung eines Seeigels. *A* von der oralen Fläche. *B* in seitlicher Ansicht. Ambulacra durch Punctreihen dargestellt. *r* Radien. *ir* Interradien. *o* Mund. *a* Afteröffnung. Letztere von deren antiambulacraler Fläche umgeben.

plum von Individuen bei den Holothuroïden verloren. Der walzenförmige Körper kann aber von den regulären Seeigeln abgeleitet werden, wenn man sich letzteren gestreckt vorstellt. Orale und aborale Pole beider entsprechen sich, ersterer durch die Mundöffnung, letzterer durch den After ausgezeichnet. Die antiambulacrale Fläche ist verschwunden. Bei den ächten Holothurien (Eupodia) wechseln ambulacrale und interambulacrale Felder vom Munde bis zum After ziehend. In verschiedener functioneller Verwendung können jedoch einzelne der Ambulacralfelder eine Ausbildung, andere eine Rückbildung eingehen. So erhalten sich drei Ambulacralfelder an einer als ventralen oder Sohlfläche fungirenden Fläche bei Psolus, indess die beiden übrigen der als Dorsalfläche fungirenden Strecke der Körperoberfläche zugehörigen rückgebildet sind. Bei Cuvieria ist dieses Verhalten zu einer scheinbaren Auflösung der drei ventralen Ambulacra weitergeführt.

Die Rückbildung der Ambulacra erscheint allgemein bei den Synapten und damit ist auch äusserlich die in der Vertheilung der Ambulacra ausgesprochene radiäre Organisation aufgelöst, nachdem schon bei den Asteroïden die Radien zu Gunsten eines sich centralisirenden Organismus die auf sie vertheilten Organe abzugeben begannen.

Gliedmaassen.

§ 160.

Nicht so mannichfach als bei den Würmern erscheinen die Anhangsgebilde des Integumentes, welche als Gliedmaassen sich betrachten lassen. Von solchen Theilen müssen die Saugfüsschen, Ambulacralfüsschen, voran gestellt werden, da sie die verbreitetste Einrichtung bilden, die, offenbar aus gemeinsamer Stammform entsprungen, zum Typischen der Echinodermen-Organisation gehört. Es sind schlauchförmige, meist cylindrische Fortsätze der Leibeswand, die sowohl durch ihre Anordnung in Reihen (der Metamerie der Radien gemäss) wie auch durch das Wesentlichste des Baues mit den Parapodien der Anneliden überein kommen, aber im Ganzen sich doch einfacher verhalten, als diese. Der grösseren Gleichartigkeit ihres Baues entspricht die mindere Verschiedenheit der Function.

Das freie Ende dieser röhrenförmigen Gebilde ist entweder abgeplattet und mit einem saugnapfartigen Ende ausgestattet (Seeigel); oder es ist konisch zugespitzt oder abgerundet (Seesterne), zuweilen auch noch mit einer knopfartigen Anschwellung versehen. Andere besitzen seitliche Einkerbungen oder secundäre Fortsätze (Ophiuren und Crinoïden), und diese bilden dann den Uebergang zu jenen Formen der Ambulacralgebilde, die nicht mehr locomotorisch sind, sondern als Ambulacralkiemen oder auch als Ambulacraltaster (fühlerartige Bildungen) erscheinen.

Durch die Anfüllung mit Flüssigkeit gerathen die Füsschen in den

Zustand der Schwellung und werden in Folge dessen erigirt, so dass sie sich mehr oder minder weit ausstrecken. Ihre Ausdehnung richtet sich nach der Länge der starren Integumentanhänge, so dass man die längsten Saugfüsschen bei den langstacheligen Seeigeln antrifft. Beim Strecken heftet sich das Ende fest, und das Füsschen vermag nun, sich contrahirend, den Körper des Thieres nach der Anheftungsstelle hin fortzuziehen, eine Art der Ortsbewegung, die namentlich bei Seeigeln oft ziemlich behend ausgeführt wird. Bei der Bewegung betheiligt sich immer eine ganze Gruppe von Füsschen, durch deren Zusammenwirken eine gewisse Energie ermöglicht wird. Die Vertheilung dieser Gebilde über den Körper ist in den vorhergehenden §§ berücksichtigt, und ihrer Beziehungen zum Gefässsysteme wird bei diesem Erwähnung geschehen.

Bei den Crinoïden übernehmen um den Mund stehende Saugfüsschen die Rolle von Tentakeln, welche Bedeutung in manchen andern Fällen mit der locomotorischen Function sich combinirt. Dadurch treffen sich auch selbständiger differenzirte Tentakelbildungen mit jenen Organen verknüpft, nämlich die Tentakel in der Nähe der Mundöffnung bei Holothuroïden (vergl. Fig. 101. *T*). Sie erscheinen bald gefiedert, bald verzweigt, und sind meist vollständig einziehbar. Bei manchen Synapten tragen sie Saugnäpfe (S. duvernaea). Ihr Binnenraum steht mit demselben Gefässsystem wie die Ambulacralfüsschen in Communication.

Verschieden hiervon sind die sogenannten Hautkiemen, welche auf der antiambulacralen (dorsalen) Körperfläche der Seesterne verbreitet sind, und bei den Echiniden als fünf Paare contractiler Bäumchen in der Nähe des Mundes stehen. Sie communiciren mit der Leibeshöhle.

Integument und Hautskelet.

§ 161.

Bei den Echinodermen erscheint derselbe Hautmuskelschlauch, wie bei den Würmern, allein das Integument ist von der Muskulatur schärfer gesondert. Letztere bildet grösstentheils eine die Leibeshöhle begrenzende Schichte, der das Integument aussen auflagert. Dieses wird durch einen besonderen Zustand ausgezeichnet, indem die Beweglichkeit des Körpers durch Einlagerung von Kalk in die mit der Muskulatur zum »Perisom« verbundene Integumentschichte mehr oder minder beeinträchtigt wird.

Diese Erscheinung tritt bereits selbständig in der Larve auf, erreicht aber hier nie ein bedeutendes Volum, vielmehr bietet sie durch stabförmige Bildungen einer reichen Entfaltung von Fortsätzen eine festere Stütze. Auf den Fortsätzen ziehen sich saumartig wimpernde

Wülste hin, welche, in verschieden complicirter Anordnung, den locomotorischen Apparat der Larve vorstellen (s. Fig. 86. *d*, *d' e*). Der Vertheilung der Cilien auf die leistenförmigen Vorsprünge der sogenannten Wimperschnüre geht eine allgemeine Bewimperung des Körpers voraus, die auf den indifferentesten Zustand der Larve beschränkt ist.

Diese Bewimperung erhält sich auch später an vielen Stellen der weichen das Kalkskelet überkleidenden Hautschichte; so ist sie z. B. sehr entwickelt an den bei den Spatangen zum Munde ziehenden Wimperbahnen (Semitae).

An anderen Stellen wie an den Hautkiemen (s. oben S. 213) scheint die Bewimperung mit der respiratorischen Function des Integuments in Verbindung zu stehen, an der übrigens auch die Ambulacralfüsschen betheiligt sein werden.

Der Grad der Verkalkung ist sehr verschieden. Bald sind die Kalktheilchen in grösseren Abschnitten unter einander vereinigt, und stellen entweder beweglich oder fest mit einander verbundene Platten vor, ein Verhalten, welches theils über den ganzen Körper verbreitet, theils auf bestimmte Strecken der Körperoberfläche beschränkt ist. Bald erscheinen die Kalktheilchen wieder zerstreut und gestatten mannichfache Formveränderungen des Körpers. In diesem Falle geht auch in der übrigen Organisation ein grosser Theil des Echinodermencharakters verloren, so dass das Schwinden der Hautverkalkung ein Auslaufen des Typus bezeichnet, und die ganze Erscheinung der mangelhaften Kalkablagerung nicht als ein Anfangszustand der Formenreihe, sondern als deren Ende sich herausstellt.

Fig. 90.

Durch die Verkalkung wird das Integument Stützorgan des Körpers, Hautskelet, welches in manchen Fällen auch Fortsätze ins Innere des Körpers absendet. Durch letztere entstehen verkalkte Bildungen, die als innere Skelete sich mit dem äusseren combiniren. Die Verkalkung ergreift nie die ganze Dicke des Perisoms. Immer bleiben die verkalkten Theile sowohl innerlich, als auch an der Oberfläche mit einer

Fig. 90. Ansicht des Kalknetzes aus einer Platte des Hautskelets eines Seeigels (Cidaris). *b* Durchschnitte senkrecht auf das horizontale Netz gerichteter Balken. (Mässig starke Vergrösserung.)

dünnen, weichen Hautschichte überzogen, die sich jedoch an einzelnen Theilen frühzeitig ablöst, so dass die verkalkten Parthieen zu Tage kommen, wie dies z. B. an den stachelförmigen Gebilden, sowie an anderen Vorsprüngen des Kalkskelets regelmässig geschieht.

Die Ablagerung des Kalks in die Integumentschichte geschieht immer in regelmässiger Form. Es entstehen zierliche gitter- oder netzförmige Structuren (vergl. Fig. 90), in deren Zwischenräumen weiche organische Substanz sich forterhält. Auch die solidesten Skeletstücke werden so von Weichgebilden durchzogen, und da, wo die Bildung des Kalkskelets nur durch vereinzelte mikroskopische Einlagerungen repräsentirt wird, erscheinen diese meist in bestimmter Gestalt, charakteristisch für Gattungen und Arten.

Das Kalkskelet der Larven bildet einen meist aus einem Gerüste zierlich zusammengefügter, zuweilen gitterförmig durchbrochener Stäbe gebildeten Stützapparat. Es findet sich in den Classen der Echinoïden und Ophiuren verbreitet, sowie auch bei den Larven der Holothuroïden Kalkgebilde vorkommen. In dem Vorhandensein eines Kalkskelets bei den Larven ist zwar das beim Echinoderm sich ausprägende Verhalten im Allgemeinen gegeben, allein dabei ist nicht zu übersehen, dass jenes Larvenskelet der Form der Larve entspricht und nicht jener des Echinoderms, wie denn auch kein Theil von ihm bleibend in die Echinodermanlage übergeht.

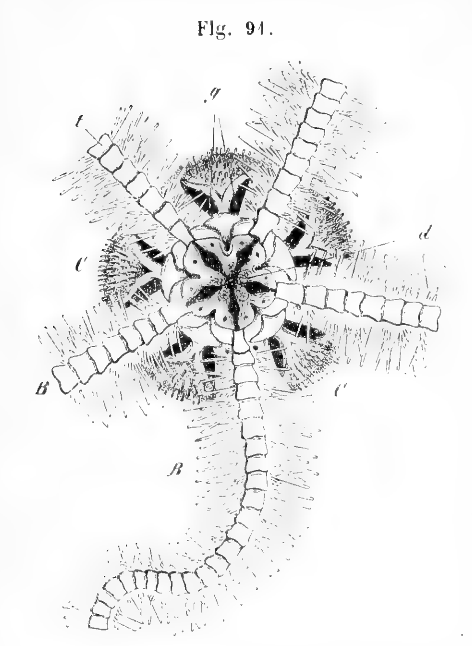
§ 162.

Bezüglich des speciellen Verhaltens des Hautskelets ist für die Asteroïden das Vorkommen beweglich unter einander verbundener Stücke an der Ambulacralfläche der Arme charakteristisch. Vom Munde bis zur Armspitze bestehen quergelagerte Paare sich allmählich verjüngender Kalkstücke, und bilden die Grundlage einer Furche, der Tentakelrinne. Die einzelnen Stücke bedingen durch Gelenkverbindungen eine Gliederung und zwischen den soliden Gliedern treten die Saugfüsschen hervor. Daher werden diese Kalkstücke als Ambulacralplatten bezeichnet. Da aber in dieser Furche noch bestimmte Weichtheile (Ambulacralcanal und Nerven) eingebettet sind, so erscheinen die bezüglichen Gliedstücke nicht als reine Hautskelettheile. An den Seitenrändern der Furche steht das Skelet mit dem den Rücken der Arme überkleidenden Hautskelete in continuirlicher Verbindung, und hier zeigen sich häufig Tafeln oder Schilder in einfachen oder mehrfachen Längsreihen. Diese auch durch Höcker vertretenen Bildungen setzen sich zuweilen auf das Integument der Antiambulacralfläche des Körpers fort, oder dieses ist durch netzförmige Kalkablagerungen, und kleinere durch unverkalkte Perisomtheile getrennte Tuberkel ausgezeichnet. Im Baue der Arme, namentlich durch den Besitz einer Ambulacralfurche schliesst sich Brisinga an die Seesterne an.

Den Rand der Arme bilden mannichfaltige grössere Plattenstücke, Randplatten, die häufig durch Stacheln und andere Fortsätze ausgezeichnet sind.

Die Integumentbildung der Ophiuren schliesst sich an die der Asterien an. Selten zeigt die antiambulacrale Fläche eine ausgedehnte Entwickelung von Kalkplatten, die hier in der Regel nur gegen die Basis der Arme zu stehen. Ebenda sowie um die Mundspalte zeigt auch das ambulacrale oder ventrale Integument Täfelung (Fig. 91). Das feste Gerüste der Arme dagegen entfernt sich in mehreren Stücken von jenem der Seesterne. Die den Ambulacralplatten der letztern homologen Stücke bilden eine dichte, den Arm fast vollständig füllende Reihe, und lassen gegen die Dorsalfläche nur einen engen Canal, auf der ventralen Fläche eine zur Aufnahme der Nerven und des Ambulacralcanals dienende Rinne übrig. Die Leibeshöhle mit ihren Contentis erstreckt sich daher nicht in die Arme. Sie wird durch den erwähnten Dorsalcanal repräsentirt, der, wie der ganze Arm, von der Integumentschichte überkleidet wird. An Stelle des bei den Seesternen weichen Ueberzugs der Ambulacralfurche wird bei den Ophiuren eine Reihe fester Kalkschilder (Fig. 91. *t*) gefunden, zu denen noch andere seitliche Fortsätze mannichfaltiger Art hinzutreten.

Fig. 91.



Auch bei den Euryaliden birgt die lederartige Körperbedeckung eine von ihr ausgehende und wie bei den Ophiuren und Seesternen der oralen Körperfläche angehörige Skeletbildung aus wirbelartig aneinander gereihten Kalktäfelchen, die vom Mundrande her auf die Radien bis in deren feinste Ramificationen fortgesetzt sind. Auch hier stellt dieses Skelet den Boden der Ambulacralrinne vor. Auf der aboralen Fläche wird die Körperscheibe von der nur mit Kalkkörnern imprägnirten Haut umschlossen, welche von da auf die Arme übergeht und dieselben bis an den Rand der ventralen Rinne überkleidet.

Fig. 91. Körperscheibe einer Ophiure (Ophiothrix fragilis) von der oralen Fläche, mit den Basen der 5 mit Stacheln besetzten Arme. *C* Körperscheibe. *B* Arme. *t* Kalkplatten, welche den der Tentakelrinne der Seesterne entsprechenden Canal bedecken. *g* Genitalspalten. *d* Kauplatten.

In grosser Verbreitung finden sich höcker- und stachelartige Fortsätze des Integumentes, welche der mannichfaltigsten Art sein können. Auch in der Gruppirung dieser Gebilde waltet grosse Verschiedenheit. Eine eigenthümliche bei Seesternen verbreitete Form sind Bündel beweglicher Stacheln auf gemeinsamem Stiele (Paxillen). Bezüglich der Pedicellarien siehe § 164.

§ 163.

Eine bedeutende Modification dieser Hautskeletbildung tritt bei den Crinoïden auf. Das dorsale Integument zieht sich in einen Stiel aus, mit dessen Ende die Thiere festsitzen. Regelmässige auf einander liegende Kalkplättchen bilden das Stielskelet, und verbinden sich mit plattenförmigen Basalstücken, an welche andere Kalktafeln zur Umgrenzung des Körpers sich anschliessen. Diese Kalkplatten fehlen nur den Comatulen, bei denen ein einfaches knopfförmiges Stück die Verbindung des Stielskelets mit dem Körper vermittelt. — Sowohl auf den durch Dichotomie verzweigten Aesten der Arme (Pentacrinus), als auch an den alternirend an den Armen stehenden seitlichen Anhängen (Pinnulae der Comatula) verläuft die Ambulacralfurche und erstreckt sich mit der des Nachbararmes verbunden an der ventralen Fläche des kelchförmigen Körpers bis zum Munde hin. Der auch hier das Skelet überziehende weichbleibende Theil des Integuments zeigt überall Einlagerungen von Kalktäfelchen. Das bei den Seesternen mit der Bildung der Ambulacralrinne auftretende innere Skelet erlangt mit der grösseren Differenzirung der Arme das Uebergewicht über das äussere, welches sich nur an der Dorsalfläche des Körpers selbständig forterhält und in der Bildung des Crinoïdenstiels eine einseitige Entfaltung erreicht. Es verbindet sich jedoch unmittelbar mit dem äusseren, indem die Leibeshöhle sich nicht mehr in die Arme fortsetzt, oder vielmehr nur durch einen feinen Canal repräsentirt wird.

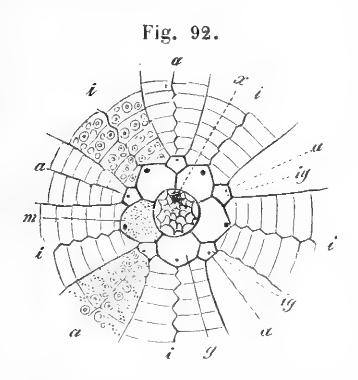
§ 164.

Die Veränderung des Hautskeletes der Echinoïden, und damit auch deren Körperform, im Vergleiche mit den Asteriden besteht der Hauptsache nach in Folgendem: Zunächst findet sich eine Verkalkung des oralen (ventralen) Perisoms, nämlich des die Ambulacralrinne und die darin gelegenen Weichtheile deckenden, bei den Seesternen weich bleibenden Aschnittes. Statt der beweglich verbundenen, Metameren darstellenden Gliedstücke sind äusserlich verkalkte Platten in verschiedener Art der Verbindung vorhanden.

Bei den sogenannten regulären Seeigeln (Desmosticha) erscheint der dem dorsalen oder aboralen Perisom der Seesterne homologe Abschnitt als eine unansehnliche, durch kleine, locker mit einander verbundene Kalkplättchen ausgezeichnete Fläche, auf der excentrisch der

After (Fig. 92. *x*) gelagert ist. Diese die Mitte des sogenannten Apicalpols der Seeigel einnehmende Fläche ist von grösseren, die Ausmündung der Geschlechtsorgane tragenden Kalkplatten, den Genitalplatten (*g*), umgeben, davon eine als Madreporenplatte (*m*) bezeichnet wird. An diese, zum Theil sich zwischen sie einschiebend, reihen sich wieder fünf Stücke (Intergenitalplatten) (*ig*), und von diesen aus ziehen fünf Reihen von Plattenpaaren zur Mundpolfläche, von feinen Oeffnungen durchbohrt, durch welche die Saugfüsschen nach innen communiciren. Es sind die Ambulacralplatten (*a*), welche die Ambulacralfelder zusammensetzen. Die Ambulacralreihen des verkalkten Perisoms der Seeigel sind homolog dem bei den Seesternen weich bleibenden Perisom, welches die Ambulacralfurche der Arme an der Ventralfläche deckt. Die zwischen den Ambulacralfeldern liegenden undurchbohrten Plattenreihen — Interambulacralfelder (Fig. 92. *i*) — sind den Randplatten der Seestern-Arme homolog. Wie die Ambulacralplatten, so bilden auch die Interambulacralplatten paarige Reihen. Bei Seeigeln früherer Perioden ist die Zahl der letzteren eine grössere gewesen; es sind solche mit 3, 5, bis 7 Reihen in einem Interambulacralfelde bekannt.

Fig. 92.



Die Verbindung der Plattenstücke unter einander bietet verschiedene Verhältnisse dar. Wie bei den Seesternen die Kalkplatten des Perisoms durch bewegliche Verbindungen Formveränderungen des Körpers gestatten, so bestand auch bei den Seeigeln ein ähnlicher Zustand, wie schuppenartige Plattenstücke fossiler Seeigel schliessen lassen. Diese bilden ein reales Zwischenglied zu hypothetischen zur Seesternform führenden Zuständen.

Von der regulären Form des Hautskelets der Echinoïden bilden sich mehrere wichtige, nicht mehr unmittelbar mit dem bei den Seesternen gegebenen Verhalten vergleichbare Modificationen, welche von einem Verschwinden des Restes des primitiven Dorsal-Perisoms begleitet sind und sich im Uebergange der Radiärform in andere Formen ausdrücken. Die Ambulacralfelder erstrecken sich nicht mehr gleichmässig vom Munde zum Rücken; sie beschränken sich bei Spatan-

Fig. 92. Apicalpol der Schale eines Echinus mit den oberen Enden der Plattenreihen. *a* Ambulacralfelder. *i* Interambulacralfelder. *g* Genitalplatten. *ig* Intergenitalplatten. *m* Eine als Madreporenplatte erscheinende Genitalplatte. *x* Afteröffnung in dem von den Genitalplatten umgebenen Apicalfelde. — Die Höcker der Platten sind nur auf einem Interambulacralfelde und einem Ambulacralfelde gezeichnet, auf letzterem sind auch die Poren angedeutet, auf den übrigen vieren weggelassen.

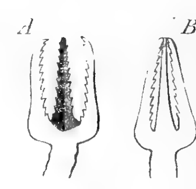
giden und Clypeastriden auf eine nur auf der Dorsalfläche gelagerte fünfblätterige Rosette (Ambulacra petaloidea). Damit verbindet sich zumeist eine Verminderung der bei den regulären Seeigeln noch sehr zahlreichen Platten, sodass bei geringerer Zahl viel grössere Plattenstücke vorkommen.

Die bei den Seesternen durch das Skelet der Ambulacralrinne vorgestellte innere Skeletbildung wird bei den Echinoïden durch Fortsätze der Ambulacralplatten repräsentirt. Solche, namentlich bei Cidaris ausgebildete Fortsätze umfassen sowohl Nerven als Ambulacralcanal, und zeigen damit jene Verwandtschaft. Als eine hievon unabhängige Einrichtung ist das den Echiniden und Clypeastriden zukommende Skelet des Kauapparates anzuführen, welches, den Anfangstheil des Darmes umgebend, aus einer Anzahl gerüstartig zusammengefügter Kalkstäbe besteht.

Mit dem Integumente der Seeigel sind wie bei den Seesternen stachelartige Fortsätze verbunden, die jedoch eine grössere Selbständigkeit erreichen, da sie beweglich sind. Sie articuliren auf besonderen Protuberanzen der Kalkplatten und besitzen einen besonderen Muskelapparat. Form und Volum der Stacheln ist sehr verschieden, bald sind sie haarartig fein (Spatangen), bald keulenförmige Gebilde (Acrocladia) oder lange Spiesse (Cidaris).

Andere Hautorgane eigenthümlicher Natur sind die Pedicellarien, die sowohl den Seesternen als den Seeigeln zukommen. Sie bestehen aus einem stielartigen, muskulösen Integumentfortsatze, der gegen das Ende durch ein feines Kalkskelet gestützt wird und in zwei bis drei zangenartig gegen einander bewegliche Klappen ausläuft. Diese besitzen gleichfalls ein Kalkskelet. Bei den Echinoïden herrschen die dreiklappigen, bei den Asteriden die zweiklappigen Formen vor. Sie finden sich über den ganzen Körper zerstreut, bei den Seesternen besonders an der Basis der Stacheln, bei den Seeigeln vorzüglich auf dem den Mund umgebenden Perisom vertheilt.


Fig. 93.



Diese Körper dürfen als derart modificirte Stachelbildungen gelten, dass der nicht vollständig verkalkende Stiel der Pedicellarie dem Stiele einer Asteriden-Paxilla entspräche, das auf letzterer befindliche Büschel von Stachelchen aber durch die Arme der Pedicellarie dargestellt wird, die ähnlich durch Muskeln bewegt werden, wie dies bei Echinidenstacheln der Fall ist.

§ 165.

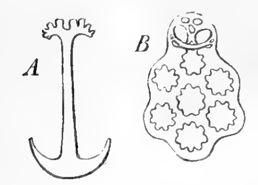
Bei den Holothuroïden verliert das Integument seine Bedeutung als Hautskelet. Unzusammenhängende Kalkeinlagerungen in die

Fig. 93. Pedicellarien von Echinus saxatilis. *A* Eine Pedicellarie mit offenen Zangenarmen. *B* Mit geschlossenen Zangenarmen. (Nach Erdl.)

derbe Hautschichte stellen die Kalkplatten der übrigen Echinodermen vor.

Die Kalkeinlagerungen der Haut ergeben bestimmte, meist sehr regelmässige Formen, die bei den Synapten wie bei den Holothurien charakteristisch sind. Zuweilen bilden sie grössere feste Theile, wie die schuppenartigen Gebilde, welche bei Cuvieria die der Sohlfläche entgegengesetzte Rückenfläche des Körpers bedecken, und welche, wenn auch viel kleiner, aber allseitig verbreitet in der Haut von Echinocucumis vorkommen.

Fig. 94.



Bei den Holothurien erreicht die lederartige Bindegewebsschichte eine ansehnliche Mächtigkeit. Recht schwach ist sie bei den Synapten. Auch hier lagern Kalktheile in ihr und zwar sind es häufig solche von bestimmter Form, wie die Kalkrädchen der Chirodoten, oder die durchbrochenen Plättchen (Fig. 94. *B*), welche die Basen ankerförmiger Hakenstücke (*A*) eingefügt tragen. Letztere ragen aus dem Integumente hervor und bedingen das klettenartige Haften der Synaptenhaut.

Auch den Holothuriden kommt eine vom Hautskelet ausgehende innere Skeletbildung zu. Sie besteht aus einem den Schlund umgebenden Kalkringe, der den Körpermuskeln als Insertion, anderen Organen als Stütze dient. Aus 10 gesonderten Stücken besteht er bei den Holothurien, 12—15 besitzt er bei den Synapten. Bei den ersteren alterniren fünf grössere Stücke mit ebenso vielen kleineren und sind mehr oder minder beweglich mit einander verbunden. Sie sind den Fortsätzen homolog, die bei den Seeigeln vom Mundrande der Schale aus nach innen treten. Wie diese bieten sie bei Synapten Oeffnungen zum Durchlasse von Nerven- und Ambulacralcanälen, die bei den Holothurien durch gabelförmige Fortsätze hervortreten.

Muskelsystem.

§ 166.

Die Muskulatur der Echinodermen ist wie bei den Würmern mit dem Integumente und den davon ausgehenden Bildungen verbunden. Auch die Anordnung der Muskulatur ist im Wesentlichen von der Entfaltung des Hautskelets abhängig, so dass sie nur da, wo der Körper durch Gelenkverbindungen der einzelnen festen Stücke (Asteroïden und Crinoïden), oder beim Bestehen unzusammenhängender Kalkablagerungen im Integumente, (Holothurien) eine Veränderung seiner Form zulässt, zu einem Systeme von Körpermuskeln entwickelt ist.

Fig. 94. *A* Kalkanker. *B* Kalkplatte, ersterem zur Befestigung dienend; aus dem Integumente von Synapta Lappa. (Nach J. Müller.)

Bei den Asteroïden und Crinoïden ist die an den Armen sich vertheilende Muskulatur wie diese selbst gegliedert, indem sie die Zwischenräume der soliden Theile des Grundes der Ambulacralrinne ausfüllt. Bei den Crinoïden, deren Armskelettheile elastisches Gewebe verbindet, lagern die bezüglichen Muskeln auf der ambulacralen oder Bauchfläche des Thiers, und dienen vorzugsweise zur Beugung, indess das elastische Zwischengewebe der Gliedstücke streckend wirkt. In den Pinnulae der Crinoïden besteht dieselbe Einrichtung.

Den Echinoïden, deren Perisom zu einer festen aus unbeweglich verbundenen Stücken bestehenden »Schale« erstarrt ist, ist jene Muskulatur rudimentär geworden, und wir finden hier nur einzelne Muskeln auf der Schale zur Bewegung der Stacheln oder stachelartigen Fortsätze, die sowie die im Innern des Körpers vorhandenen nur zur Bewegung bestimmter Organe dienen, wie z. B. die Muskeln des Kauapparates der Seeigel.

Diesem entgegengesetzte Verhältnisse bieten die Holothurien dar, bei denen der Mangel grösserer Skeletstücke eine gleichmässige Entwickelung der Muskulatur gestattet. Die Verbindung mit dem Integumente besteht in ausgesprochener Weise. Unter der Bindegewebsschichte der Haut liegt eine Ringmuskelschichte, auf welche nach innen zu fünf durch verschieden breite Zwischenräume getrennte muskulöse, zuweilen getheilte Längsbänder (Fig. 101. *m*) folgen, die sich vorne an dem bereits oben beschriebenen Kalkringe (*R*) inseriren. Die Verbindung findet an den fünf zum Durchlasse der Nerven- und Ambulacralgefässe durchbohrten Stücken satt. Die Ringschichte ist nur bei den Synapten continuirlich, und besitzt bei den Holothurien radiale Unterbrechungen, so dass sie eigentlich nur aus interradialen Querfaserfeldern besteht.

Nervensystem.

§ 167.

Das Nervensystem der Echinodermen wird in seinen Haupttheilen aus einer der Zahl der Antimeren des Körpers entsprechenden Summe von Stämmen dargestellt, die radial verlaufend und ventral gelagert, um den Schlund durch Commissuren verbunden sind. Diese Commissuren entstehen dadurch, dass jeder der die Ambulacralgefässe begleitenden Nervenstämme sich in der Nähe des Mundes in zwei Hälften theilt, die nach beiden Seiten gehend, mit den ihnen von den nächsten Nervenstämmen entgegenkommenden Strängen verbunden sind. Dadurch entsteht ein den Schlund umgebender Ring, der jedoch nach der Art seiner Bildung nicht mit dem Schlundringe der Würmer verglichen werden darf. Jeder der radialen Nervenstämme entspricht vielmehr der ventralen Ganglienkette oder dem Bauchmarke der Annulaten, die Commissuren zwischen mehreren solchen Stämmen sind also Verbindungen des Bauch-

marks, die aus der Concrescenz mehrerer unvollständig getrennter Personen hervorgehen.

Von den Nervenstämmen entspringen jederseits zahlreiche, vorzüglich für die verschiedenartigen Ambulacralgebilde bestimmte Zweige. Bei den Crinoïden und Asteroïden liegen die radialen Nervenstämme ausserhalb des Ambulacralskelets der Arme, und zwar bei den ersteren unter der von Weichtheilen gebildeten und nur von Kalkplättchen gestützten Ambulacralrinne, wo sie am Ursprunge jeder Pinnula eine kleine Anschwellung zeigen. Von den Bauchschildern der Arme verdeckt verlaufen die Nervenstämme der Ophiuren, während sie bei den eigentlichen Seesternen in die nur von Weichtheilen ausgekleidete Ambulacralrinne sich einbetten.

Bei den letzteren entspricht das Verhalten des Nervensystems der mindest veränderten Form.

Das Nervenpentagon der Echinoïden ist bei der mit einem Kauapparate versehenen Gruppe, dem letzteren eng angelagert. Bei Echinus liegt es (Fig. 95) über dem Boden der Mundhöhle, zwischen dem Oesophagus und den Spitzen der Stücke der Kauapparates, und wird durch fünf Bandpaare in dieser Lage befestigt. Die Nervenstämme (*c*) begeben sich von den Ecken des Pentagons in die Zwischenräume der Pyramidenstücke, und verlaufen von hier aus über die Mundhaut hinweg zu den Ambulacralfeldern. In der Mitte ihres Verlaufes zeigen sie eine starke Verbreiterung, und eine Medianfurche theilt sie in zwei Seitenhälften. Die von den Hauptstämmen abgehenden Seitenäste begleiten die Aeste der Ambulacralgefässe. Aehnlich ist die Anordnung des Nervensystems der Spatangen, doch bildet der Mundring ein ungleichschenkliges Pentagon.

Fig. 95.

Der Nervenring der Holothurien liegt dicht vor dem Kalkringe, etwas nach innen von ihm, und wird nach vorne von der Mundhaut begrenzt (Fig. 101. *n*). Da er — verschieden von dem Nervenringe der Seesterne und Seeigel — stärker ist als jeder der aus ihm hervortretenden fünf Nervenstämme (Fig. 101. *n'*), so mag ihm mit grösserer Bestimmtheit die Bedeutung eines Centralorganes zukommen, und darin einige Aehnlichkeit mit dem ganglionären Schlundringe anderer Thiere zu erkennen sein. Dass mit solchem jedoch keine Spur einer wahren

Fig. 95. Nervensystem von Echinus lividus, der Kauapparat ist entfernt. *a* Querdurchschnittener Oesophagus. *b* Die Commissuren der Nervenstämme, einen pentagonalen Schlundring darstellend. *c* Die nach den Radien verlaufenden Nervenstämme. *d* Bänder, welche die Spitzen der Pyramiden des Kauapparates aneinander heften. (Nach Krohn.)

Homologie besteht, wird aus der oben bei den Seesternen angeführten Genese des Echinodermen-Schlundringes verständlich. Die peripherischen Nervenstämme treten durch Oeffnungen der fünf grösseren Stücke des Kalkringes, und verlaufen dann breiter werdend und mit einer Medianfurche versehen auf den Längsmuskelbändern, unter Abgabe feiner Zweige bis zum Hinterleibsende, wo ihre Breite in der Gegend der Cloake wieder abnimmt. Ausser diesen radialen Stämmen sendet der Mundring auch Tentakelnerven ab.

Sinnesorgane.

§ 168.

Bestimmte Theile des Integumentes erreichen auch hier eine besondere Bedeutung für den Tastsinn. Ausser den mit dem Wassergefässysteme in Verbindung stehenden Saugfüsschen können noch die Tentakelgebilde als Tastorgane hieher gezahlt werden, denen mit der Beschränkung des Ambulacralsystems bei den Holothurien, besonders bei den Synapten, eine voluminösere Entfaltung, und dadurch eine höhere Bedeutung zukommt.

Als Gehörwerkzeuge sind bei Synapten fünf Bläschenpaare beschrieben worden, die an den Ursprüngen der radialen Nervenstämme gelagert sind. Sie sind ebenso problematische Sinnesorgane, wie die sogenannten Augenflecke dieser Gattung.

Sehwerkzeuge wurden nur bei den Asteriden näher bekannt, während bei den übrigen Echinodermen blosse Pigmentanhäufungen als Augen oder »Augenflecke« gedeutet werden. Die Augen der Seesterne lagern an der gewöhnlich aufwärts gebogenen und damit dem Lichte zugekehrten Spitze jedes Armes auf einer polsterartigen Erhebung des Endes der Ambulacralrinne. Sie bestehen aus sehr vielen oberflächlich sphärischen Körpern (Krystallstäbchen?), deren jeder von einer Pigmenthülle umgeben ist, die auf einer kugeligen oder halbcylindrischen Markmasse als der Grundlage des Augenpolsters ruht; zu diesem tritt das Ende des Ambulacralnerven. Das ganze Auge bedeckt eine Epithellage mit einer Cuticula. Es bestehen also hier Augenformen, welche nach Analogie der einzelnen Würmern und den Gliederthieren zukommenden als zusammengesetzte zu betrachten sind.

Excretionsorgane.

§ 169.

Die unter den Ringelwürmern verbreiteten Einrichtungen der Segmentalorgane oder Schleifencanäle kommen bei den Echinodermen nicht mehr vor, dagegen findet sich wenigstens in einigen Abtheilungen der

letzteren eine Reihe von Organen, welche vielleicht auf die bei manchen Gephyreen bestehenden, wahrscheinlich excretorisch fungirenden Organe bezogen werden dürfen, und wie diese mit dem Darme verbunden sind. Obschon eine Vergleichung zwischen beiderlei Organen keineswegs unmöglich erscheint, so ist sie doch bei der bis jetzt noch sehr wenig genauen anatomischen Kenntniss der wesentlichsten Puncte jener Theile vorläufig noch zurückzuhalten.

Ich zog daher vor jene Organe mit dem Darmcanal aufzuführen, dessen Endabschnitt sie angefügt sind (vergl. § 173). Uebrigens darf es auch für höchst wahrscheinlich gelten, dass dem sogenannten Wassergefässsysteme zugerechnete Einrichtungen ursprünglich excretorische Organe waren, in Uebereinstimmung mit jenen der Würmer.

Darmcanal.

§ 170.

Das bei den ausgebildeten Echinodermen sehr verschiedenartige Verhalten des Nahrungscanals besitzt im primitiven Darmrohr der Larvenform eine einfachere für alle Echinodermen übereinstimmende Vorbildung. Dass auch jene, deren Entwickelung zusammengezogen ohne den typischen Larvenzustand verläuft, nicht hieher gezählt werden können, wird begreiflich sein.

Die erste Anlage des Darmes erfolgt als eine Wucherung der den Körper der jungen Larve überziehenden peripherischen Zellschichte. Daraus geht allmählich ein in den Körper eingesenkter Blindschlauch hervor, dessen Wände das Entoderm bildet, während die äussere Zellschichte das Ectoderm repräsentirt. Eine Oeffnung dient als Mund und After. Bald wächst gegen das blinde Darmende von einer Seite des Körpers her eine zweite Einbuchtung aus, die sich mit dem Darme vereinigt, hohl wird, und so mit dem erstgebildeten Stücke ein Continuum bildet. Die letztgebildete Abtheilung soll den Mund und den damit zusammenhängenden Oesophagus vorstellen, die erstgebildete den Mittel- und Enddarm. Der spätere After und der damit verbundene Darmtheil wäre somit das vom gesammten Darme zuerst Gebildete.

Der Larvendarm setzt sich aus drei Abschnitten zusammen. Eine weite Mundöffnung führt in eine in der Längenaxe des Körpers liegende contractile Röhre, die als Schlund oder Oesophagus bezeichnet wird. Dieser Abschnitt bildet den Munddarm. Darauf folgt ein weiterer Theil, der Mitteldarm oder der Magen, der sich in ein engeres, retortenförmig gekrümmtes Rohr auszieht, welches als Enddarm sich zum After begibt. Diese drei Abschnitte entsprechen genau der primitiven Gliederung des Darmes, die bei fast allen Würmern unterscheidbar ist. (Vergl. Fig. 85. *A B.*) Mund und After liegen anfänglich auf verschiedenen Flächen des Larvenkörpers. Mit der Differenzirung der Körperform,

besonders durch Ausbildung der Wimperschnur, kommen sie scheinbar auf eine und dieselbe Fläche, die sogenannte Vorderseite, zu liegen. Es ist jedoch leicht ersichtlich, dass die Wimperschnur zwei Körperflächen deutlich trennt: eine beschränktere Mundfläche, und eine ausgedehntere, gegen erstere umgeschlagene Afterfläche.

Bei der Bildung des Echinodermenleibes in der Larve und theilweise aus ihr, geht der Larvendarm nicht vollständig in ersteren über. Das entstehende Perisom umwächst zunächst dessen Mittelstück, und nimmt bei den Seesternen nur dieses und den Enddarm in sich auf. Bei den Seeigeln scheint auch der After neu gebildet zu werden. Endlich soll bei den Holothurien, deren Darmanlage bei der vollständigen Umwandlung der Larve in das Echinoderm ganz in den Darm des letzteren übergeht, gleichfalls eine Neubildung des Mundes vor sich gehen.

Die Verdauungsorgane lagern später in einer oft weiten Leibeshöhle und ergeben in ihrer Differenzirung verschiedene im Allgemeinen an das Verhalten des Perisoms sich anschliessende Stufen. Eine Trennung in einzelne Abschnitte fehlt zwar nie, ist aber im Ganzen wenig anders markirt, als durch Verschiedenheit des Lumens. Der Mund besitzt eine centrale Lagerung auf der ventralen Körperfläche. (Vergl. Fig. 87. 88. 89. *A o*) bietet jedoch mit anderen Umbildungen des Leibes zusammenhängende mannichfache Lageveränderungen dar.

§ 171.

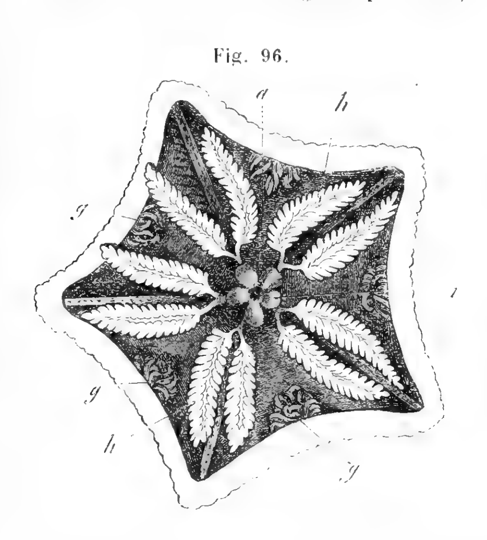
Bei den Seesternen besitzt die Mundöffnung eine radiäre Gestalt, indem interradiale Vorsprünge gegen sie einragen. Harte, vom Perisom gebildete Papillen und Stacheln sind gegen die Mundöffnung gerichtet und fungiren als Kauwerkzeuge. Sie sind besonders bei den Ophiuren, meist in mehreren übereinander liegenden Reihen ausgebildet (Fig. 91. *d*). Das Hautskelet liefert also hier die Organe zur Zerkleinerung der Nahrung. Vom Munde beginnt eine kurze weite Speiseröhre, die sich in einen die Mitte des Körpers einnehmenden weiten Magen fortsetzt.

Ein blind geschlossener Sack bleibt der Magen bei den Ophiuren und einer Abtheilung der Asteriden (Astropecten, Luidia), denen eine Afteröffnung fehlt. Doch zeigt er bei allen Asteroïden Ausbuchtungen, und vor allem blindsackartige Anhänge, die bei den Ophiuren durch radiäre Einschnürungen angedeutet sind. Die Magenblindsäcke der Seesterne erstrecken sich paarweise in die Arme, als dünnwandige dicht mit seitlichen, zuweilen wieder ramificirten Anhängen besetzte Schläuche (Fig. 96. *h*), die in der Regel vor der Einmündung in den Magen paarweise zu einem Canale vereinigt sind. Diese Strecke repräsentirt einen unpaaren Abschnitt des jedem Antimer (Arm) des Seesternes zukommenden Darmantheiles, von dem die Blindschläuche

den paarigen Abschnitt vorstellen. Hält man die Vorstellung von der oben (§ 156) vorgetragenen Entstehung des Echinodermentypus aufrecht, so wird in diesen den Seesternen zukommenden Darmtheilen der primitive Darm des Organismus zu sehen sein, der mit andern gleichartigen an der Larve sprosste und mit jenen wie bei einem Thierstocke verbunden blieb.

Eine fernere Modification besitzt das Darmrohr der Crinoïden (Comatula), indem der um eine in die Leibeshöhle einragende Kalkspindel gewundene Magendarm, von einer an letzterer vorspringenden Leiste eine Strecke weit derart eingestülpt wird, dass sein Lumen in zwei über einander gelegene, jedoch nicht völlig getrennte Abschnitte sich theilt. Der Darm beschreibt so eine Spiraltour und geht mit seinem engeren kurzen Endstücke in die in der Nähe des Mundes interradial gelagerte, röhrenförmig vorragende Afteröffnung über. Dieses durch die Windung scheinbar sehr abweichende Verhalten wiederholt das bei jungen Seesternen gegebene. Die Windung des Darmrohrs ist hier zum bleibenden Zustande ausgebildet, während bei den Asteriden sie nur während der Entwickelung des Echinoderms vorübergehend bestand. Die Ausbildung des Darms nach der Radiärform des Körpers ist auch bei allen übrigen Echinodermen aufgegeben, und so harmoniren diese Verhältnisse mit der Verschmelzung der Antimeren zu einem einheitlichen Organismus.

Fig. 96.



Radiär verlaufende Fasern befestigen den Darm an die Körperwand. Eine besondere Verbindung mit derselben Körperwand besitzen die radialen Blinddärme der Seesterne durch eine längs jedes derselben sich hinziehende sogenannte Peritonealduplicatur.

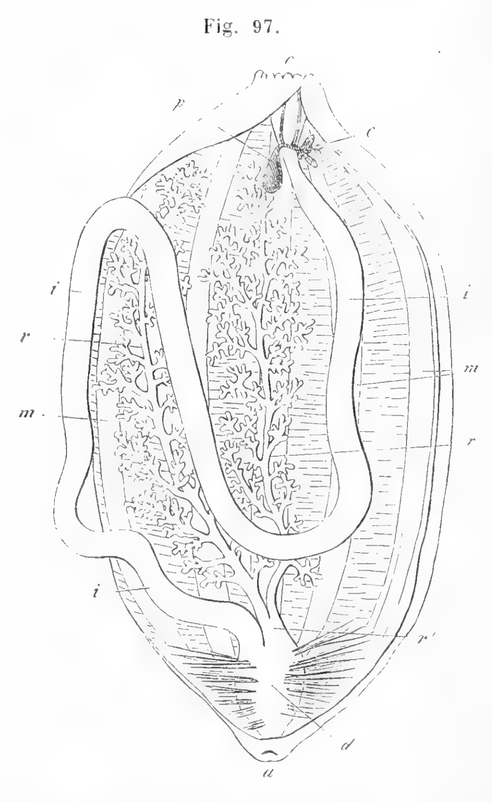
§ 172.

Bei den Echinoïden ist die Mundöffnung gleichfalls mit Kauwerkzeugen ausgestattet, die aber entfernter von der Oberfläche in

Fig. 96. Asteriscus verruculatus, von der Dorsalfläche geöffnet. *a* After. *i* Rosettenförmig erweiterter Darm (Magen). *h* Schlauchförmige Radialanhänge des Darms. *g* Genitaldrüsen.

die Leibeshöhle eingelagert sind. Sie stellen dort einen bei Clypeastriden aus fünf Paar dreieckigen Kalkstücken gebildeten, bei den Cidariden und Echiniden viel complicirteren Apparat vor. Fünf gegen einander gerichtete Stücke tragen eine zahnartige Spitze und sind mit mehrfachen andern zu einem als Laterne der Aristoteles bezeichneten Complexe vereinigt, durch welchen der Oesophagus hindurchtritt. Das Darmrohr beschreibt immer mehrere Windungen. Der engere Munddarm geht in einen weiteren den längsten Darmtheil vorstellenden Abschnitt über. Er besitzt bald wenig deutliche Ausbuchtungen (Echiniden), bald wirkliche Blindsäcke (Clypeastriden), welche (z. B. bei Laganum) in die von den Stützpfeilern der Kalkschale abgegrenzten Leibeshohlräume einragen. Längs des ganzen gewundenen Darmes verlaufen bei den Seeigeln »Mesenterialfasern« zur Leibeswand.

Fig. 97.



Bei den Holothurien bildet das Darmrohr, den Körper an Länge übertreffend, eine Doppelschlinge, während es bei den Synapten (mit Ausnahme der Chirodoten) sich mit vielen Ausbuchtungen gerade durch die Leibeshöhle erstreckt. Als eine besondere Differenzirung ist ein auf den Oesophagus folgender muskulöser Darmabschnitt zu beachten, der besonders bei Synapten ausgedehnt, als Muskelmagen zu fungiren scheint. Angedeutet ist dieses Verhalten auch bei den Seesternen, deren Oesophagus gleichfalls eine stärkere Muskelwand als der übrige Darm besitzt. Dem Magen der Seesterne entspräche somit bei den Holothurien der hinter dem muskulösen Abschnitte gelegene Darm. Das Darmende geht bei den Holothurien in eine Erweiterung über, die obwohl als Cloake be-

Fig. 97. Darmcanal und baumförmige Organe einer Holothurie. *o* Mund. *i* Darmrohr. *d* Cloake. *a* After. *c* Verästelter Steincanal. *p* Poli'sche Blase. *r r* Baumförmige Organe. *r'* Vereinigung derselben an der Einmündestelle in die Cloake. *m* Längsmuskulatur des Körpers.

zeichnet, doch nur dem Enddarme der Asteriden entspricht, und zwei oder mehrere baumartig verzweigte Organe aufnimmt.

Eine siebförmig durchbrochene Lamelle befestigt den Darm an die Leibeswand. Einfacher ist dieses Mesenterium bei den Synapten mit geradem Darmcanale, während es sich bei Chirodota nach den Strecken der Darmschlinge in drei je einem interradialen Abschnitt der Leibeswand zukommende Theile gesondert hat.

Anhangsorgane des Darmcanals.

§ 173.

Als solche durch einen am primitiven Darm auftretenden Sonderungsvorgang entstandene Gebilde könnten die schon oben aufgeführten radialen Blindschläuche der Seesterne gelten, wenn dieselben nicht in phylogenetischer Hinsicht anders zu beurtheilen wären. Ich rechne daher bei den Seesternen nur andere, interradiale Blindschläuche hieher, die in sehr verschiedener Ausbildung vorkommen. Bei den afterlosen Seesternen fehlen sie, oder sind auf 2 reducirt (Astropecten), dagegen sind sie bei den anderen oft sehr ansehnlich ausgebildet. Archaster zeigt fünf gegen das Ende zu sogar getheilte Blindsäcke, und bei Culcita ist die Theilung noch weiter vorgeschritten, so dass jeder Ast einen traubig gelappten Schlauch vorstellt.

Dadurch erscheinen diese Anhänge in der Gestalt von Drüsen, und gewinnen einen Zusammenhang mit einer bei Holothuriden verbreiteten Einrichtung.

Diese wird mit dem als »Cloake« bezeichneten Endabschnitte des Darmcanals in Verbindung getroffen, und besteht in der Regel aus zwei auf einer kurzen Strecke verzweigten Hauptstämmen, die sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle nach vorn erstrecken (Fig. 97. *r*) und mit zahlreichen ramificirten Blindschläuchen besetzt sind. Wenn auch die Function dieser früher als »Lungen« bezeichneten und als innere Athemorgane gedeuteten Organe von der der interradialen Blindschläuche des Seesterndarmes verschieden ist, so kommen sie doch wohl morphologisch diesen gleich und erscheinen als eine Weiterentwickelung der bei den Asterien meist einfacheren Schläuche.

Die Function dieser Organe ist keineswegs sicher gestellt. Ihrer Auffassung als Athmungsorgane stellt sich die Thatsache entgegen, dass nur eines derselben Zusammenhang mit dem Blutgefässnetz erkennen liess, indess das andere nur an die Körperwand befestigt in die Leibeshöhle ragt. Immerhin jedoch ist die Thatsache, dass von diesen Organen Wasser aufgenommen und vorzüglich unter Beihülfe der stark muskulösen Wand des Enddarms wieder ausgestossen wird, von Wichtigkeit.

Die reichen Verästelungen dieser Organe reduciren sich bei einzelnen Holothuriden. Bei fusslosen Gattungen, wie Molpadia (M. borealis), sind sie nur streckenweise mit verästelten Blindschläuchen besetzt, während bei anderen wieder eine Vermehrung vorkommt. So ist bei M. chilensis nicht nur einer der Bäume getheilt, sondern der Enddarm trägt auch noch eine Anzahl kleinerer Bäumchen. Noch einfacher erscheinen sie bei Echinocucumis (E. typicus), wo sie lange, dünne, mit nur einem kurzen Aste versehene Schläuche vorstellen.

Den Synapten fehlen die baumartigen Organe der Holothurien, dagegen findet sich eine bis jetzt nur sehr unvollständig erkannte Einrichtung, die vielleicht von jenen Organen abgeleitet werden darf. Es sind längs der Mesenterialinsertion vorhandene in Längsstämme führende Canäle, die mit trichterförmigen bewimperten Mündungen in die Leibeshöhle sich öffnen, und darin auch mit Excretionsorganen der Annulaten übereinkommen.

Ausser den baumartigen Organen kommen dem Enddarme der Holothurien noch drüsenähnliche Organe zu. Diese Cuvier'schen Organe zeigen verschiedene Formen, und erscheinen bald als blinddarmförmige, unverzweigte Röhren, die einzeln oder in reichen Büscheln inserirt sind (Bohadschia u. a.), bald als traubige, aus zahlreichen, mit einem Stiele verbundenen Bläschen bestehende Gebilde (Molpadia), und endlich fadenförmige Canäle, die wirtelartig mit gelappten Drüsenbüscheln besetzt sind (Pentacta und Muelleria). Bei den ächten Synapten scheinen sie zu fehlen und die der Holothurien bedürfen genauerer Untersuchung.

Geschlechtsorgane.

§. 174.

Die bei den Würmern so verbreiteten ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen sind bei den Echinodermen zurückgetreten, nachdem der Thierstamm selbst das Product einer Sprossung vorstellt. Eine Andeutung dieser Zeugungsform hat sich noch bei den Asteriden erhalten, freilich in ganz anderer Bedeutung: als Regeneration verloren gegangener Antimeren (Arme).

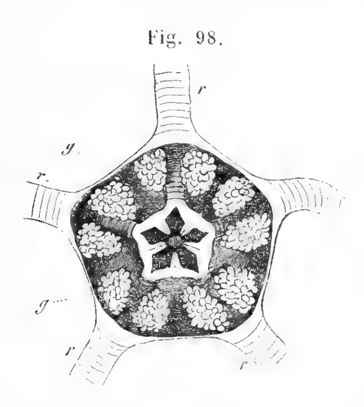
Auch in der geschlechtlichen Differenzirung findet sich ein Fortschritt angebahnt.

Fast alle Echinodermen — nur einige sind ausgenommen — sind getrennten Geschlechtes und zeigen in der Anordnung der Organe eine Uebereinstimmung mit der radiären Körperform. Männliche und weibliche Organe zeigen dieselben einfacheren Formverhältnisse, und sind nur zur Zeit der Reife der Geschlechtsproducte leicht unterscheidbar, indem die Ovarien meist durch lebhaftere Färbung der Eier, gelb oder roth, vor den fast immer weiss erscheinenden Hodenschläuchen ausgezeichnet sind. Die Formelemente des Sperma sind ziemlich überein-

stimmend fadenförmige mit einem Köpfchen versehene Gebilde. Der Bau der Apparate ist einfach, Complicationen der Ausführwege fehlen, und ebenso Begattungsorgane, so dass das umgebende Wasser bei der Befruchtung die Vermittelungsrolle spielt. Im Ganzen besteht eine grosse Uebereinstimmung mit den bei Würmern vorhandenen Bildungen

In Zahl, Anordnung, wie auch im specielleren Verhalten der Organe bieten sich die niedersten Zustände bei den Asteroïden dar. Hoden oder Eierstöcke erscheinen als röhrenförmige oder gelappte Drüsenschläuche, welche bei einigen in zwei Reihen angeordnet eine der Metamerie der Arme angemessene Vertheilung zeigen (Ophidiaster, Archaster). Bei anderen treffen auf jeden Arm nur zwei Gruppen, die sich aber längs der ganzen Armcavität ausdehnen können, endlich erscheinen sie auf den Interradialraum beschränkt (Fig. 96. *g*). Die Vergleichung dieser Verhältnisse lehrt also eine allmähliche Reduction der Anzahl der Keimdrüsen kennen, die der bereits bei den Seesternen stattfindenden allmählichen Centralisation des Organismus entspricht. Bei den afterlosen Seesternen entbehren die Schläuche der Ausführöffnungen, und die Zeugungsstoffe werden in die Körperhöhle entleert. Auf welchem Wege sie nach aussen gelangen, ist noch unermittelt. Bei anderen Seesternen öffnen sich die Keimdrüsen auf besonderen, durch feine Oeffnungen ausgezeichneten Platten (Siebplatten) in den Interradien des Rückens nach aussen, oder sie zeigen einen einfachen Ausführgang mit einer spaltförmigen Oeffnung (Pteraster).

Fig. 98.



Die Anordnung und der Bau der Geschlechtsorgane der Ophiuren ist jenen der Seesterne ähnlich. Hermaphroditische Zustände sollen vereinzelt vorkommen (Ophiura squamata). Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 98. *g*), zu zweien in jedem Interradialraum, sind auf die Körperscheibe beschränkt, und scheinen ihre Producte auch hier in die Leibeshöhle zu entleeren, von wo sie wohl durch die an den Interradien der Bauchfläche befindlichen spaltartigen Oeffnungen (vergl. Fig. 94 *g*) nach aussen gelangen. Bei den lebendig gebärenden Ophiuren gibt sich in der Grösse dieser Spalten ein Anpassungszustand kund. Wie sich bei den Ophiuren die Organe von den Armen auf die Körperscheibe zurückgezogen haben, so erscheinen sie, gleichfalls aus dem bei den Seesternen gegebenen noch indifferenten Verhalten ableitbar, bei den Crinoïden auf die Arme vertheilt. Sie nehmen hier die Pinnulae der Arme ein

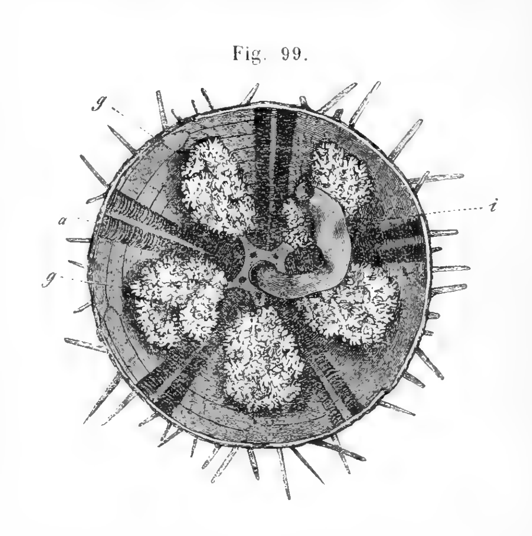
Fig. 98. Geschlechtsorgane einer Ophiure (Ophioderma longicauda). Rückenintegument und Verdauungsorgane sind entfernt. *r* Arme. *g* Ovarialtrauben.

und entsprechen damit in ihrer Verbreitung wieder der Metamerie. Ihre Entleerung geschieht durch Dehiscenz.

§ 175.

Die bei Asteroïden jedem Radius paarig zukommenden Geschlechtsdrüsen sind bei den Echinoïden unpaare Gebilde geworden, womit eine fernere Centralisation ausgedrückt ist. Die Beziehung zum ursprünglichen Zustande ist nur noch aus der interradialen Vertheilung erkennbar, so dass jedes Organ aus zwei radialen entstanden gedacht werden kann. Sie stellen reich verästelte, meist weit in die Leibeshöhle auf die Interambulacralfelder vorragende Drüsen (Fig. 99. *g*) vor, die auf den Genitalplatten (Fig. 92. *g*) ausmünden. Eine der fünf für die Echiniden typischen Geschlechtsdrüsen verkümmert bei den Spatangen, dem entsprechend ist eine der Genitalplatten, die zugleich Madreporenplatte war, ausschliesslich zur Madreporenplatte umgebildet.

Fig. 99.



Verschieden von den bisher aufgeführten Einrichtungen verhalten sich die Geschlechtsorgane der Holothurien. Hoden oder Eierstock bilden Büschel reich verzweigter Röhren, die sich zu einem gemeinsamen Ausführgange vereinigen (Fig. 102. *G*). Des letzteren Mündung findet sich in der Nähe des Mundes, meist zwischen den Tentakeln. Die Beziehungen zu den Radien sind also hier aufgegeben, die sonst vertheilten Organe sind zu Einem vereinigt, und durch den Ausführgang wird die bereits bei den Seeigeln gegebene höhere Stufe festgehalten.

Bei den Synapten bestehen nach dem bei den Holothurien gegebenen Typus geformte Zwitterorgane. Die einzelnen schlauchförmigen Drüsen vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführgange, der über dem Kalkringe nach aussen sich öffnet. In jedem Schlauche (bei S. digitata) entwickelt sich das Sperma auf der Innenfläche, indess die Eier darunter entstehen und bei voller Entwickelung ins Schlauchlumen vorspringende Längsstreifen vorstellen. Für beiderlei Producte

Fig. 99. Geschlechtsorgane eines Seeigels (Echinus neapolitanus). Etwas mehr als die ventrale Hälfte der Schale ist weggenommen. *a* Ampullen der Ambulacren. *i* Letztes Darmstück. *g* Ovarialtrauben.

dient ein gemeinsamer Ausführweg. Wenn dieser Zustand als ein niederer angesehen werden muss, aus welchem im Allgemeinen die getrenntgeschlechtlichen Verhältnisse hervorgingen, so ergibt sich für die Synapten die interessante Erscheinung, dass sich bei ihnen der primitive Bau mit der primitiven Function der Keimdrüse erhalten hat, indess sowohl in der Beschränkung der Zahl als in der Complication mit einem Ausführgange für den Gesammtapparat grosse Umbildungen stattfanden.

Leibeshöhle.

§. 176.

Die vollständige Sonderung der Leibeswand von der Darmwand bedingt die Bildung einer Leibeshöhle, welche wie den höheren Würmern auch allen Echinodermen zukommt. Je nach dem Grade der Concrescenz der den Echinodermenleib zusammensetzenden Personen, besteht sie aus den letzteren zukommenden Cavitäten, oder ist einheitlicher aus dem Zusammenfliessen jener einzelnen Räumlichkeiten gebildet. Die Seesterne liefern auch hier wieder in den mannichfaltigen Stufen des Individualitätswerthes ihrer »Arme« maassgebende Beispiele. Rückbildungen des auf die Arme entfallenden Theiles der Leibeshöhle entstehen mit der Sonderung einer Körperscheibe bei den Ophiuren oder des jener entsprechenden »Kelches« der Crinoïden, doch sind hier überall, soweit den Armen Gefäss- und Nervenstämme zugetheilt sind, Spuren eines letztere umschliessenden Hohlraumes erkennbar.

Vollkommen einheitlich wird der Leibeshohlraum bei den Seeigeln und Holothurien, wenn auch bei ersteren mannichfache, besonders in der Abtheilung der Petalostichen entwickelte, solide Fortsatzbildungen vom verkalkten Integumente her eine secundäre Sonderung in untergeordnete Räume hervorrufen. Der besonders bei Seeigeln nachgewiesene Wimperüberzug sowohl an den Wandungen wie an den in der Leibeshöhle liegenden Organen ist von Bedeutung für die functionellen Beziehungen des Raumes, sowie darin nicht minder ein an die wimpernden Wandungen der Leibeshöhle vieler Anneliden sich anschliessendes Verhalten erkannt werden darf.

Von der Leibeshöhle ist allgemein ein Gefässsystem gesondert, welches jedoch an einzelnen Stellen mit der ersteren in Communication zu stehen scheint, denn der Inhalt der Leibeshöhle ist eine mit dem Inhalte der Gefässe übereinstimmende Flüssigkeit die als Blut bezeichnet werden darf. Dass für die Leibeshöhle ähnlich wie bei Würmern auch Communicationen nach aussen bestehen, die somit eine Zumischung von Wasser zur Blutflüssigkeit gestatten, ist in manchen Fällen erweisbar, bedarf jedoch noch vielfach genauerer Feststellung.

Gefässsystem.

Blutgefässe.

§ 177.

Die ernährende Flüssigkeit besteht bei den Echinodermen aus einem klaren oder leicht opalisirenden, seltener getrübten oder auch gefärbten Fluidum, welches höchst wahrscheinlich mit von aussen eingeführtem Wasser vermischt ist. In dieser Flüssigkeit enthaltene Formelemente sind einfache Zellen.

Als Blutbahn dient erstlich ein besonderes Canalsystem, dann aber auch der die Eingeweide umschliessende Leibeshohlraum, der auf eine noch nicht ermittelte Weise mit den Gefässen in Verbindung steht.

Eine vollständige Erkenntniss des die Kreislauforgane bildenden Canalsystems ist bis jetzt noch nicht ermöglicht, und besonders bezüglich des Zusammenhanges mit dem sogenannten Wassergefässsysteme besteht noch manche ungelöste Frage.

Der ganze radiär angelegte Apparat wird vorzüglich von einem den Anfangstheil des Darms (Mund oder Speiseröhre) umkreisenden Canale dargestellt, der theils vom Darme kommende Gefässe aufnimmt, theils mit einem anderen Blutgefässringe in Verbindung steht. Dieser Verbindungscanal erscheint als ein pulsirender Schlauch, der als »Herz« fungirt. Von den Ringcanälen treten radiäre Aeste ab. Da die Beziehungen des Blutgefässsystems zu Athmungsorganen keineswegs festgestellt sind, so kann von einer Scheidung in eine arterielle und eine venöse Bahn keine Rede sein; die ganze Einrichtung scheint vielmehr darauf zu zielen, die vom Darm aus gebildete Ernährungsflüssigkeit in den übrigen Körper überzuführen und sie dort zu vertheilen, wo zugleich für die Vermittelung des Gasaustausches überall Anordnung getroffen ist.

Die Zartheit der Wandungen dieses Gefässsystems erschwert die Einsicht in die Verbreitungsweise, namentlich die Beziehungen zum sogenannten Wassergefässsysteme, und wenn man früher die beiden Gefässsysteme als scharf von einander geschieden annahm, so besteht gegenwärtig wieder Grund zu entgegengesetzter Meinung. Der Zusammenhang beider Systeme stellt sich als immer wahrscheinlicher heraus.

Bei den Asteroïden steht ein den Mund umziehendes dicht am Nervenring befindliches Ringgefäss mit einem unter dem dorsalen Perisom um den After laufenden Ringcanale durch ein schlauchförmiges Herz in Verbindung. Von den Ringgefässen treten Canäle sowohl an den Darm, als zu den Armen.

Für die Echinoïden verläuft der als Mundgefässring bezeichnete Canal dicht mit dem entsprechenden Wassergefäss am Ende des Kauapparates. Von ihm erstreckt sich ein schlauchförmiges Herz zum

Analringe, der dicht am Skelete gelagert ist. Von beiden Ringen aus gehen Aeste zum Darmcanal.

Von den Blutgefässen der Holothurien sind nur solche, die den Darm begleiten, mit Sicherheit erkannt, während das Ringgefäss um den Schlund in ein Gefässnetz aufgelöst zu sein scheint. Die Darmgefässe verlaufen an entgegengesetzten Flächen und können in ein dorsales und ein ventrales gesondert werden. Das ventrale verzweigt sich in Aeste für eine der sogenannten Lungen, und daraus gehen in einen andern Abschnitt des Bauchgefässes einmündende Gefässe hervor. Beim Mangel von Beziehungen zu den baumförmigen Organen bestehen einfache directe Verbindungen zwischen den verschiedenen Abschnitten des an den Darmschlingen auf- und absteigenden Bauchgefässes. Dasselbe gilt auch für die Synapten, bei denen durch den häufig einfacheren Verlauf des Darmcanals, sowie durch den Mangel baumförmiger Organe eine noch weitere Reduction des Gefässsystems gegeben ist. Dass damit eine Aehnlichkeit des Gefässsystems mit jenem mancher Würmer, besonders der Gephyreen, auftritt, ist mehrmals erkannt worden, aber ebenso bestimmt wird auch behauptet werden dürfen, dass es bei jener Aehnlichkeit sein Bewenden hat. Gegen eine Homologie spricht der Mangel eines vom Darme unabhängigen Ventralstammes, der bei den Gephyreen wie bei den Annulaten vorhanden ist. Ob die beiden Längsstämme des Darmes die einzigen sind, ist ungewiss, sicherer ist ihre functionelle Wichtigkeit, denn sie sind contractil und haben die Bedeutung vom Herzen.

Wassergefässe.

§ 178.

Bei der Darstellung der Ambulacra (§ 160) ist eines »Wassergefässsystems« gedacht worden, welches von aussen her Wasser aufnimmt, und dasselbe den ambulacralen Gebilden zuleitet, um sie in den Zustand der Erection zu versetzen. Ausser den bei der Locomotion betheiligten Gebilden werden von diesem Canalsystem noch andre Organe geschwellt, die wir oben als Modificationen der Ambulacralfüsschen deuteten. Dass dieses Canalsystem einen Theil des Blutgefässsystems ausmache, ward bereits als wahrscheinlich dargestellt. Inwieweit jedoch die Bahnen beider vielleicht erst secundär vereinigt sind, bedarf noch der Feststellung. Jedenfalls ist eine selbständige Betrachtung des Wassergefässsystems für jetzt noch geboten, zumal ihm durch die Entwickelung eine solche Stelle gesichert ist, und ein ihm zugehöriger bedeutsamer Theil (Steincanal etc.) als ein dem Circulationsapparat ursprünglich völlig fremdes Gebilde erscheint.

In den Larven der Echinodermen erscheint das Wassergefässsystem als ein glasheller, an seiner Innenfläche wimpernder Schlauch, der auf dem Rücken der Larve mit einem wulstig gerandeten Porus ausmündet.

Er entsteht (bei Asterien) aus zwei am Darmcanal der Larve sich bildenden Anlagen, die ein paarig zur Seite des Larvenmagens gelagertes Gebilde vorstellen, das durch Verschmelzung beider Anlagen auf dem Rücken der Larve einheitlich wird. Häufig zeigt sich eine ungleiche Ausbildung beider Hälften des Schlauches, der bei Manchen durch einen einfachen Blindsack dargestellt wird. Immer liegt er mit seiner Hauptmasse in der Nähe des Larvenmagens, wenn er auch zuweilen, wie bei gewissen Seesternlarven (Brachiolaria), sich mit zipfelförmigen Verlängerungen in Fortsätze des Larvenkörpers hinein erstreckt. In diesem Zustande hat das Organ grosse Aehnlichkeit mit dem Excretionsorgane mancher Wurmlarven (Sipunculiden), und lässt auch von dieser Seite her die Sonderung des Wassergefässsystems aus einem ursprünglich excretorischen Apparate nicht unwahrscheinlich erscheinen.

Mit der Anlage des Echinoderms (Fig. 100. *A*) wird der Schlauch allmählich vom Perisom umwachsen, und ändert dann seine Form, indem er in eine fünfstrahlige Rosette (Fig. 100. *i*) auswächst. Durch allmähliche Lagerungsveränderungen kommt dieser immer noch mit dem Rückenporus nach aussen mündende Abschnitt auf die ventrale Fläche des Echinoderms zu liegen, und nun entwickelt sich jedes Blatt der Rosette in einem gestreckten, mit seitlichen Ausstülpungen besetzten Canal, der einem Fiederblatte gleicht und die Anlage des auf ein Ambulacrum treffenden Wassergefäss-Abschnittes vorstellt. Bei den Holothurien bildet die gleiche rosettenförmige Anlage die Mundtentakel, deren Beziehung zum Ambulacralsystem dadurch unzweifelhaft wird (§ 160). Die ferneren wichtigen Vorgänge betreffen den centralen Theil der Rosette, an welchem die Canäle der fünf Blätter zusammenmünden. Dieser wandelt sich in einen Ringcanal um, der auch ferner als Centraltheil des Apparates fortbesteht, indess die in den Blättern der Rosette angelegten Canäle radiär auswachsen, und sich unter Vermehrung ihrer Seitenäste über die gleichfalls grösser werdenden Ambulacren erstrecken.

Fig. 100.

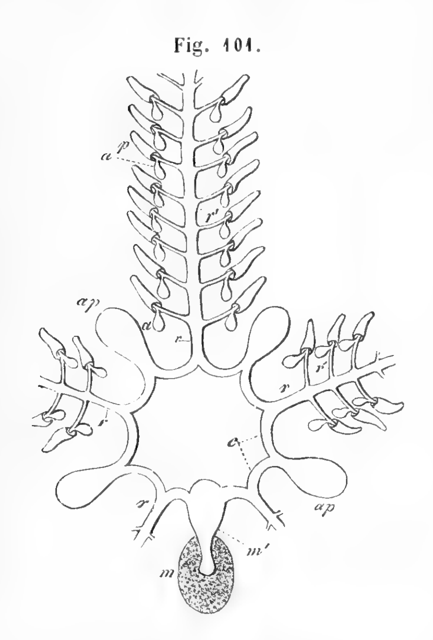


Fig. 100. Asterienlarve (Bipinnaria) mit knospendem Echinoderm. *e e' d' g g'* Fortsätze des Körpers, jenen homolog, die in Fig. 86 gleiche Bezeichnung tragen. *b* Mund, *o* After der Larve. *A* Anlage des Echinoderms. *h* Wimpernder Schlauch. *i* Ambulacralrosette (Anlage der »Wassergefässe«). (Nach J. Müller.)

Von diesen während der Entwickelung des Echinodermenkörpers sich bildenden Einrichtungen lassen sich die Zustände des Erwachse-

nen unmittelbar ableiten. Aus dem primitiven Wimperschlauche hat sich ein verzweigter Gefässapparat (Fig. 101) entwickelt, dessen Enden mit dem Saugfüsschen (*p*) und anderen ähnlichen Fortsätzen in directer Verbindung stehen. Die radialen Hauptstämme dieses Systems communiciren mit einander durch den Ringcanal (*c*), und dieser selbst wieder steht mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Eine Verbindung des den Mund umgebenden Wassergefässringes mit einem Darmgefässe ist neuestens für Spatangus aufgestellt worden, so dass bei der Gleichartigkeit des Inhaltes von beiderlei Canalsystemen nicht blos deren Communication, sondern auch deren Zusammengehörigkeit sehr wahrscheinscheinlich ist.

Fig. 101.



Anders verhält es sich mit der Verbindung nach aussen, die auf verschiedene Weise zu Stande kommt. Bei Differenzirung des Echinoderms in der Larve bleibt jener Theil der Anlage des Wassergefässsystems, der vom Echinodermenkörper aufgenommen wird, an einer Stelle mit dem Perisom in Verbindung und dort entwickelt sich eine poröse Kalkplatte — die Madreporenplatte (*m*), welche mit dem Lumen des verbindenden Canalabschnittes in Communication steht. Der von der Madreporenplatte zum Ringcanale führende Gang (*m'*), gleichfalls ein Stück des primitiven Wassergefässsystems, besitzt häufig kalkige Einlagerungen und wird demgemäss als Steincanal bezeichnet. Durch die siebförmig durchbrochene Madreporenplatte wird Wasser in den Steincanal, von da in das Ringgefäss eingeführt. Auch mit der Leibeshöhle werden von da aus Verbindungen angegeben.

Das Verhalten der Madreporenplatte zum primitiven Wassergefässsystem ist sehr verschieden, je nachdem ein grösserer oder geringerer Theil des letzteren in das Echinoderm mit übergenommen wird. Auch der ganze primitive Apparat kann ins Echinoderm übergehen, und dann wird die Madreporenplatte nahe am Rückenporus der Larve entstehen, oder dieser selbst geht in sie über.

Fig. 101. Schematische Darstellung des Wassergefässsystems eines Seesternes. *c* Ringcanal. *ap* Poli'sche Blasen. *m* Madreporenplatte. *m'* Steincanal. *r* Radiär angeordnete Hauptstämme (Ambulacralcanäle). *r'* Seitliche Verzweigungen. *p* Saugfüsschen. *a* Ampullen derselben. (Die Ambulacralcanäle mit ihren Anhängen sind nur zum Theil gezeichnet).

Der dem Steincanal entsprechende Abschnitt verbindet sich nicht in allen Fällen mit dem Perisom. Bei den Holothurien löst sich die Verbindung nahe am Rückenporus der Larve; letzterer schwindet, und der Steincanal hängt frei in die Leibeshöhle, und nimmt von hier aus durch einen sehr complicirten porösen Endapparat Wasser auf.

Diesen Grundzügen der Einrichtung des Wassergefässsystems müssen noch Complicationen begefügt werden, die durch contractile Ausstülpungen der Wassercanäle gegen die Leibeshöhle zu entstehen. Diese sind mehrfacher Art, und zwar grössere birnförmige Blasen (Fig. 101. *ap*) am Ringcanale (Poli'sche Blasen), dann an dem Uebergange der Ambulacralcanäle in die Saugfüsschen kleine, immer in die Leibeshöhle ragende Ampullen (Fig. 101. *a*), die als Erweiterungen oder Ausstülpungen der Ambulacralcanaläste genommen werden können. Sie besitzen einen cavernösen Bau. Beiderlei Gebilde dienen als Behälter für das in den Canälen strömende Fluidum, und sind aus Anpassung an die Function dieses Gefässsystems ableitbar, derart, dass bei einer Einziehung der Saugfüsschen immer deren Ampullen sich füllen, sowie bei einer Ausstreckung derselben zunächst der Inhalt der Ampullen sie schwellt. Was die Ampullen für die einzelnen Saugfüsschen sind, leisten die Poli'schen Blasen des Ringcanals für das gesammte Canalsystem, so dass hierdurch eine viel rascher erfolgende Action der Ambulacralgebilde, sei es Schwellung oder Retraction, möglich ist, als wenn das zur Erection jedes einzelnen Füsschens nothwendige Flüssigkeitsquantum bei jeder Ausdehnung erst von aussen her durch den Steincanal oder die Madreporenplatte eingenommen werden müsste. — Diese Thätigkeit der Ampullen der Saugfüsschen und der Poli'schen Blasen des Ringcanals besorgt die Contractilität ihrer Wandungen, in denen eine Muskelschicht nachgewiesen ist. Ausserdem sorgt ein überall im Wassergefässsystem verbreitetes Flimmerepithel für die Vertheilung und den steten Wechsel des Wassers, und dient damit gewiss auch der respiratorischen Function.

§ 179.

Das vorhin Auseinandergesetzte hat am vollständigsten seine Geltung für die Seesterne. Bei diesen inserirt sich der Steincanal immer an einer Madreporenplatte, die in der Regel auf der Dorsalseite in einem Interradius des Körpers liegt. Auch eine Mehrzahl von Madreporenplatten (2—5) sowie eine dem entsprechende Vermehrung des Steincanals, kommt in einzelnen Fällen vor, doch wechselt dies Verhältniss selbst bei den Arten einzelner Gattungen. — Der Steincanal verläuft immer in der Nähe des herzartigen Schlauches. Die Kalkablagerungen bilden an ihm ein feines Netzwerk, und sind von denen des Perisoms nicht verschieden. Sie sind ringweise angeordnet, im Innern tritt eine Längsleiste vor, von der zwei eingerollte dünnere, eben-

falls verkalkte Lamellen entspringen. Die Ambulacralcanäle laufen über dem Skelete der Arme in die Ambulacralfurche eingesenkt, und senden hier ihre Aeste an die zwischen den seitlichen Fortsätzen der Gliedstücke des Ambulacralskelets entspringenden Füsschen, während die Ampullen der letzteren durch die Spalten zwischen den Gliedstücken hindurchdringen und so ins Innere des Armes zu liegen kommen. Die Anzahl der Poli'schen Blasen variirt, zuweilen sind sie vermehrt, bilden traubige Büschel (Astropecten aurantiacus) oder sie fehlen auch gänzlich.

Bei den Ophiuren inserirt sich der Steincanal an einem der den Mund umgebenden Plattenstücke, welches jedoch nicht als Madreporenplatte gebaut ist, so dass der Steincanal nur Fluidum aus der Leibeshöhle aufnimmt. Am Ringcanale erweitert sich der Steincanal ampullenartig, und fügt sich einem interradialen Abschnitt ein. Den Saugfüsschen fehlen die Ampullen. Aehnlich wie bei Asteroïden scheinen sich auch die Crinoïden zu verhalten.

Im Anschlusse an die Seesterne stehen die Echinoïden. Die Madreporenplatte liegt immer am aboralen Pole; entweder ist eine der Genitalplatten, (Fig. 92. *m*) oder deren mehrere, oder es ist auch noch eine Intergenitalplatte zur Madreporenplatte umgewandelt, oder diese stellt eine besondere Platte vor (Clypeastriden). Der Steincanal erscheint bald weich (Echinus), bald mit festen Wandungen versehen (Cidaris). Der mit fünf Poli'schen Blasen (sie fehlen den Spatangen) versehene Ringcanal liegt bei den Seeigeln an der Basis des Kauapparates und sendet die Ambulacralcanäle abwärts, von wo sie dann an die Ambulacren ausstrahlen. An der Innenseite der Schale, einem jeden Ambulacralfelde entlang verlaufend, vertheilen sich die Aeste der Ambulacralcanäle an die Poren und versorgen, querliegende ampullenartige Erweiterungen (Fig. 99. *a*) bildend, die hier entspringenden Saugfüsschen oder deren Aequivalente.

Durch die Loslösung des später als Steincanal fungirenden Verbindungsstückes vom Perisom der ins Echinoderm übergehenden Larve, wird bei den Holothuroïden ein von den übrigen Echinodermen abweichendes Verhalten erreicht. Die Wände des frei in die Leibeshöhle hängenden Steincanals sind bald weniger, bald mehr verkalkt und bilden im letzten Falle eine starre Kapsel. Gewöhnlich zeichnen die Verkalkungen die porösen Stellen des Canals aus, und wiederholen so die Bildung der Madreporenplatte im Innern. Bei Verästelungen des Steincanals tragen die Enden jedes Astes jene porösen Stücke, und so entstehen durch Vervielfältigung traubenförmige Gebilde, die einer Summe um den Steincanal gruppirter Madreporenplatten nur functionell gleichwerthig sind. Wie die Einrichtung der einzelnen Steincanäle verschieden ist, so wechselt auch ihre Zahl. Häufig ist nur einer vorhanden, in anderen Fällen, vorzüglich bei Synapten, kommen deren zahlreiche vor, die am Umfange des Ringcanals ver-

theilt sind. Ebenso wechselt die Zahl der auch hier nicht fehlenden Poli'schen Blasen (Fig. 102. *p*), deren Holothuria und Molpadia eine, Synapta Beselii gegen 50, Cladolabes gegen 100 besitzt.

Die vom Ringcanal (*C*) abgehenden Canäle verlaufen innerhalb des Kalkringes (*R*) nach vorne, und treten sich verzweigend zu den Mundtentakeln (*T*), wo mit jedem eine den Ampullen der Saugfüsschen entsprechende blindsackartige Verlängerung in Verbindung steht. Diese ist ansehnlich bei den Holothurien, und liegt nach aussen vom Kalkring, nur wenig entwickelt ist sie bei den Synapten (vergl. Fig. 102). Mit den zu den Tentakeln tretenden Fortsätzen des Ringcanals schliesst das Wassergefässsystem der Synapten ab, während bei den Holothurien noch radiale Stämme zu den Ambulacren verlaufen. Sie zeigen jedoch schon bei den Molpadien Rückbildungen, indem bei einzelnen der Ambulacren entbehrenden Gattungen nur blindgeendigte Fortsätze ins Integument sich erstrecken, die endlich bei andern gar nicht mehr zur Ausbildung kommmen. Andere Veränderungen bieten die nur mit einer Anzahl der Ambulacra ausgestatteten Holothurien (Psolus) bei denen zwei Wassergefässstämme die Verbindung mit Saugfüsschen verloren haben.


Fig. 102.

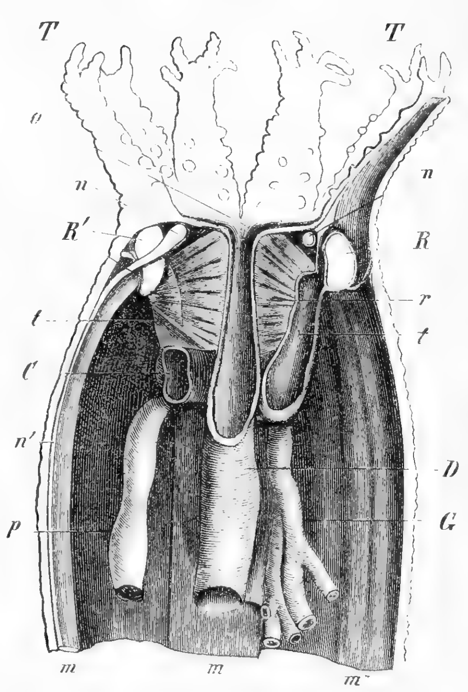


Fig 102. Längendurchschnitt des vordern Körpertheils der Synapta digitata. *R R'* Kalkring. *r* Davon ausgehende Muskeln zum Schlunde. *o* Mundöffnung. *D* Darmrohr. *C* Ringcanal. *t* Canäle zu den Tentakeln T. *p* Poli'sche Blase. *n* Nervenring. *n'* Radialnervenstamm, den Kalkring *R'* durchsetzend. *m* Längsmuskelbänder. *G* Ausführgänge der Geschlechtsorgane. (Nach Baur.)

Fünfter Abschnitt.

Arthropoden.

Allgemeine Uebersicht.

§ 180.

Der Körper der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht aus einer für die einzelnen Gruppen meist bestimmten Zahl in der Regel verschiedenartig differenzirter Metameren. Diese Ungleichartigkeit äussert sich nicht allein in der Verschiedenheit der äusseren Gestaltung und des Volums, sondern ebenso auch in der Differenzirung der innern Organe. Eine Anzahl unter sich mehr oder minder gleichartiger Metameren verbindet sich zu grösseren Abschnitten und kann verschmolzen die Selbständigkeit der einzelnen völlig aufgeben. Bald bestehen noch Andeutungen einer solchen Zusammensetzung grösserer Körperabschnitte aus einer Summe von Metameren, bald sind auch diese verschwunden, oder doch nur in frühen Entwickelungsstadien erkennbar. Aus diesem Verhalten resultirt eine Umgliederung des Leibes.

Dass wir es hier mit einer den Würmern entsprossenen Abtheilung zu thun haben, geht sowohl aus der Metamerenbildung, als aus der Uebereinstimmung der Beziehungen der einzelnen Organsysteme hervor. Aber es ist zweifelhaft, ob diese Abstammung gemeinsam ist, da manche Gründe bestehen für die Branchiaten und Tracheaten gesonderte Stammformen anzunehmen. Wie bei den Annulaten bildet das Nervensystem einen mit einer ventralen Ganglienkette verbundenen Schlundring, und ebenso hat das Centralorgan der Kreislauforgane eine dorsale Lagerung. Auch bezüglich der Leibesanhänge gibt sich die Abzweigung des Arthropodenstammes von jenem der Würmer kund. Die am meisten verbreiteten ventralen Anhänge stellen als Charakteristicum der ganzen Abtheilung gegliederte Bildungen vor. Daneben ist die Zusammenziehung des vieltheiligen Organismus in einen einheitlichern

mehr hervortretend. Bei den Würmern für jedes Segment sich wiederholende Organe kommen bei den Arthropoden dem ganzen Körper gemeinsam zu, und selbst bei äusserer Gleichartigkeit der Metameren zeigt häufig die innere Organisation, dass die Metamerenbildung nicht mehr den Gesammtorganismus beherrscht, sondern von Centralisationsbestrebungen überwunden ist.

Bezüglich der Systematik der Arthropoden gebe ich folgende Uebersicht:

A. Branchiata.
- I. Crustacea[1].
  - a) Entomostraca.
    - 1. Cirripedia[2].
      - *Balanus, Coronula, Lepas.*
    - Rhizocephala[3].
      - *Sacculina, Peltogaster.*
    - 2. Copepoda.
      - *Cyclops, Cyclopsina, Corycaeus, Sapphirina.*
    - Siphonostoma[4].
      - *Caligus, Ergasilus, Dichelestium, Chondracanthus, Achtheres, Lernaea, Lernaeocera, Penella.*
    - 3. Ostracoda[5].
      - *Cypris, Cypridina.*
    - 4. Branchiopoda[6].
      - Cladocera[7].
        - *Daphnia, Sida, Polyphemus, Evadne.*
      - Phyllopoda.
        - *Branchipus, Apus, Limnadia.*

---

1) An den einzelnen Körpersegmenten erhalten sich die Gliedmaassen am vollständigsten, wenn auch in vielen durch Anpassung hervorgerufenen Modificationen. Sie fungiren entweder direct als Athmungsorgane, oder letztere sind doch mit ihnen in engster Verbindung. Als Grundform hat die Naupliusform zu gelten, die für die meisten sonst sehr weit divergenten Abtheilungen den ersten Entwickelungszustand bildet, und selbst in jener Abtheilung beobachtet ist, deren meiste Glieder diesen Zustand überspringen.

2) Eine den Körper vom Rücken her bis auf eine ventrale Oeffnung umschliessende Duplicatur des Integumentes ist durch harte Schalenstücke ausgezeichnet.

3) Eine durch Parasitismus umgestaltete Unterabtheilung.

4) Ein auf den verschiedensten Stufen sich zeigender Parasitismus lässt eine grosse Anzahl von Familien in diese besondere Unterabtheilung bringen, welche man den übrigen frei lebenden Copepoden gegenüberstellen kann.

5) In der die zweiklappige Schale vorstellenden Mantelduplicatur geben sie sich mit Entwickelungsstadien der Cirripedien verwandt.

6) Diese Abtheilung erscheint als die unmittelbarste Fortsetzung der Naupliusform, insofern sie durch einfache Metamerenbildung aus jenem Stadium hervorgeht, und an den Gliedmaassen zuweilen sogar nur sehr geringe Veränderungen erleidet.

7) Wesentlich durch geringere Vermehrung der Metameren von den Phyllopoden unterschieden.

b) Malacostraca[1]).

1. Podophthalma (Thoracostraca).

Schizopoda.

Mysis, Euphausia, Thysanopus.

Carida[2]).

Crangon, Alpheus, Palaemon, Hippolyte, Penaeus.

Decapoda[3]).

Macrura.

Astacus, Nephrops, Palinurus, Pagurus, Galathea.

Brachyura.

Carcinus, Maja, Hyas, Dromia, Homola, Dorippe.

Stomapoda).

Squilla.

Tanaïda[4]).

Tanais.

2) Hedriophthalma[5]). (Arthrostraca.)

Isopoda.

Bopyrus, Cymothoa, Sphaeroma, Oniscus, Ligia, Asellus, Idothea.

Amphipoda.

Gammarus, Orchestia, Hyperia, Phronyma.

Laemodipoda.

Caprella, Cyamus.

Cumacea[6]).

Cuma.

II. Poecilopoda[7]).

Limulus.

---

1) Mit den vorhergehenden Abtheilungen durch das bei Penaeus vorkommende Naupliusstadium der Larvenform verknüpft lässt die Abtheilung eine entschiedene Weiterbildung durch das Auftreten eines zweiten Entwickelungsstadiums (Zoëaform) in der Ontogenese erkennen.

2) Bilden zwischen Schizopoden und Decapoden eine vermittelnde Abtheilung.

3) Die zwischen Macruren und Brachyuren gestellten Anomuren lassen sich als Uebergangsformen diesen beiden Gruppen einordnen.

4) Die Scheerenasseln bilden eine Mittelform, die durch bewegliche Augen und Zoëa-Athmung ebenso den Podophthalmen, wie in ihrer übrigen Organisation den sitzäugigen Krebsen verwandt ist und damit der Urform der Malacostraca nahe steht.

5) Bei den Hedriophthalmen sind die einzelnen Entwickelungsstadien völlig zusammengezogen, und es ist weder Nauplius- noch Zoëastadium vorhanden, doch sollen für das letztere Andeutungen vorhanden sein.

6) In der Gliederung reihen sich die Cumaceen an die Schizopoden, mit denen auch die Gliedmaassen übereinkommen, indess die Organisation den anderen Hedriophthalmen nahe steht, und die Entwickelung besonders mit jener der Asseln übereinstimmt. Man kann sie als sitzäugige Schizopoden ansehen, wie man die Scheerenasseln als stieläugige Isopoden betrachten kann.

7) Stehen durch die fossilen Belinuren mit der paläontologisch sehr frühzeitig entwickelten Abtheilung der längst untergegangenen Trilobiten in genealogischem Zusammenhang. Durch ihre Ontogenie wie durch viele Verhältnisse ihrer inneren und äusseren Organisation lösen sie sich von den Crustaceen ab, denen man sie bisher beizählte, und erscheinen vielmehr als ein selbständiger Seitenzweig der Gliederthiere.

B. Tracheata[1].

I. Arachnida.

Pseudarachnae Hkl.[2].

Tardigrada.

Macrobiotus.

Pycnogonida.

Pycnogonum, Nymphon.

Autarachnae Hkl.[3].

Arthrogastres Hkl.

Galeodea.

Galeodes.

Scorpionea.

Scorpio.

Phrynida.

Telyphonus, Phrynus.

Pseudoscorpionea.

Chelifer.

Opilionea.

Phalangium, Opilio.

Aranea.

Salticus, Thomisus, Argyroneta, Tegenaria, Mygale.

Acarina[4].

Acarus, Argas, Ixodes, Gamasus, Atax, Thrombidium.

Linguatulina.

Pentastomum.

II. Myriapoda.

Chilopoda.

Scolopendra, Lithobius.

Chilognatha.

Glomeris, Polydesmus, Julus.

---

1) Dass die Kiemenathmung den früheren, die Tracheenathmung den späteren Zustand vorstellt, ist zweifellos; daraus ergibt sich die Auffassung der Tracheaten als einer späteren Form, die aber desshalb noch nicht von einer der Branchiatenformen, wie sie in den Crustaceen vorliegen, abgeleitet zu werden braucht.

2) Diess sind wahrscheinlich Repräsentanten rückgebildeter Formen, die von dem Stamme der Gliederthiere viel früher als die Tracheaten sich abgezweigt haben, und von denen die Tardigraden vielleicht ganz von den Arthropoden entfernt werden dürften.

3) Für die ächten Arachniden ergibt sich bei vielem Gemeinsamen die bedeutendste Verschiedenheit in dem Verhalten der Körpersegmente, und in den durch Verschmelzung einer Anzahl derselben hervorgehenden grösseren Abschnitten. Wir werden jene, in der mehrere solcher Abschnitte bestehen, die zugleich noch ihre Zusammensetzung aus Metameren erkennen lassen, als die minder veränderten, der Urform näher stehenden zu betrachten haben.

4) Dass hier Rückbildungen vorliegen, scheint unzweifelhaft, und wird noch durch den für die meisten Familien bestehenden Parasitismus erläutert, der in der Familie der Linguatuliden sogar zu einer bedeutend abweichenden Gestaltung des Leibes führt.

III. Insecta.

1) Pseudoneuroptera[1].

Amphibiotica.

Ephemerida.

Ephemera, Chloë.

Perlida.

Perla, Nemura.

Libellulida.

Libellula, Agrion, Aschna.

Corrodentia.

Psocina.

Psocus, Troctes.

Embida.

Embia.

Termitida.

Termes.

Thysanoptera.

Thripida.

Thrips.

Thysanura.

Podurida.

Podura, Sminthurus, Desoria.

Lepismida.

Lepisma, Machilis.

2) Neuroptera.

Planipennia.

Panorpina.

Panorpa, Bittacus.

Sialida.

Rhaphidia, Sialis.

Hemerobida.

Hemerobius, Chrysopa, Myrmeleon.

Trichoptera.

Phryganida.

Phryganea, Limnophilus.

Strepsiptera.

Stylopida.

Stylops, Xenos.

3) Orthoptera.

Ulonata.

Cursoria.

Blatta, Mantis, Phasma.

Saltatoria.

Gryllus, Gryllotalpa, Acridium, Locusta.

---

1) Als Tocoptera hat Häckel die der gemeinsamen Stammform der Insekten am nächsten stehenden ersten drei Ordnungen zusammengefasst, welche durch eine sehr bedeutende Divergenz der äusseren wie inneren Organisation, auf ursprünglich grossen Formenreichthum schliessen lassen. Auch die geringe, oft auf wenige Gattungen beschränkte Ausdehnung der einzelnen vorhandenen Familien spricht im Zusammenhalte mit dem vorigen Puncte für die Auffassung dieser Formen als vereinzelte Ausläufer. Von den Pseudoneuropteren werden die mit im Wasser lebenden Larvenformen die ältesten Formen repräsentiren.

Labidura.

Forficula.

4) Coleoptera.

Cicindela, Carabus, Hydrophilus, Staphylinus, Silpha, Lucanus, Melolontha, Scarabaeus, Opatrum, Tenebrio, Lytta, Meloë, Chrysomela, Coccionella, Cerambyx, Lampyris, Elater, Buprestis, Bostrichus, Curculio.

5) Hymenoptera.

Formica, Bombus, Apis, Vespa, Sphex, Chrysis, Sirex, Tenthredo, Ichneumon, Cynips.

6) Hemiptera.

Homoptera.

Cicadina.

Tettigonia, Cercopis, Membracis, Fulgora, Cicada.

Phytophthires.

Aphis, Chermes, Coccus.

Heteroptera.

Notonecta, Nepa, Hydrometra, Reduvius, Cimex, Capsus, Lygaeus, Pentatoma, Scutellera.

Pediculina.

Pediculus, Phthirius.

7) Diptera.

Nemocera.

Tipula, Bibio, Simulia, Chironomus, Corethra, Culex.

Brachyura.

Oestrus, Musca, Tachina, Syrphus, Leptis, Anthrax, Bombylius, Asylus, Tabanus.

Pupipara.

Melophagus. Hippobosca.

Aphaniptera.

Pulex.

8) Lepidoptera.

Heterocera.

Pterophorus, Tinea, Tortrix, Geometra, Psyche, Noctua, Cossus, Bombyx, Sphinx, Smerynthus, Zygaena.

Rhopalocera.

Hesperia, Pieris, Vanessa, Colias, Papilio.

Literatur.

Crustaceen: O. F. Müller, Entomostraca. 1785. — Jurine, Histoire des Monocles. 1820. — Nordmann, Mikrographische Beiträge, Heft II. 1832. — Martin St. Ange, Mém. sur l'organisation des Cirripédes. 1835. — Milne-Edwards, Hist, nat. des Crustacés. III. Vol. 1834—1840. — Derselbe, »Crustacea« in der Cyclopaedia of anatomy. Vol. I. — Rathke, de Bopyro et Nereide Comm. Rigae et Dorpati 1837. — Zaddach, De Apodis cancriformis anatome. 1841. — Grube, Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. f. Nat. 1853. — Leydig, Ueber Argulus foliaceus, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis ibid. Bd. III. — Derselbe, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — Darwin, A Monograph of the Subclass Cirripedia. Vol. I. II. 1851. 1853. — W. Zenker, Anatomisch-systemat. Studien über die Krebsthiere. Archiv f. Nat. 1854. — Van Beneden, Recherches sur la faune

littorale de Belgique. Crustacés, Acad. Bruxelles. 1861. — CLAUS, Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863. — Derselbe, Ueber den Bau und die Entw. parasitischer Crustaceen. Cassel 1858. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Entomostraken. Marburg 1860. — Derselbe, Ueber einige Schizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XIII. — Ders., Beobacht. üb. Lernaeocera etc. Marburg u. Leipzig 1868. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Marburg 1868. Die Metamorphose der Squilliden. Gött. 1871. — Derselbe, Zur Kenntn. d. Baues u. d. Entwickl. von Branchipus stagn. u. Apus cancriform. Gött. 1873. — FR. MÜLLER, Für Darwin. Leipzig 1864.

Poecilopoden: VAN DER HOEVEN, Rech. sur l'hist. nat. et l'anatomie des Limules, Leyden 1838. — PACKARD, A. S., The development of Limulus. Mem. Boston Soc. Nat. hist. Vol. II.

Arachniden: TREVIRANUS, G. R., Ueber den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg 1812. — DUGÈS, Recherches sur l'ordre Acariens. Ann. sc. nat. II. I. II. 1834. — Derselbe, Sur les Aranéides ibid. II. VI. 1856. — DOYÈRE, Sur les Tardigrades. Ann. sc. nat. II. X. 1840. — TULK (Opilioniden), Ann. nat. hist. 1843. Fror. Not. Bd. 30. — NEWPORT, on the nervous and circulatory system in Myriapoda and macrourous Arachnida. Philos. Transact. 1843. — QUATREFAGES, Organisation des Pycnogonides. Ann. sc. nat. III. IV. 1845. — VAN BENEDEN (Linguatula), Acad. Bruxelles. 1849. — LEUCKART, Bau und Entwickelungsgesch. d. Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860. — L. DUFOUR, Hist. anatomique et physiologique des Scorpions. Acad. d. Sciences (Savans étrangers) XIV. — Derselbe, Anat. physiol. et hist. nat. des Galéodes. Acad. des sciences (Savans étrangers) XVII. — KITTARY, Anat. Unters. v. Galéodes. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1848. Auch in FRORIEP's zoolog. Tagesberichten Nr. 108.

Myriapoden: TREVIRANUS, G. R. (Scolopendra und Julus), Vermischte Schriften. II. Bremen 1817. — DUFOUR, L., Recherches anatomiques sur le Lithobius forficatus et le Scutigera lineata. Ann. sc. nat. II. 1824. — MÜLLER, J., Zur Anat. der Scolopendra morsitans, Isis 1829. p. 549. — BRANDT, Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues von Glomeris marginata. A. A. Ph. 1837. — JONES, R., »Myriapoda« in der Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. III. 1842. — NEWPORT, On de organs of Reproduction and the development of the Myriapoda. Philos. Trans. 1841. — Derselbe, On the structure, Relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrourus Arachnida. Philos. Trans. 1843.

Insecten: RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects. 1734—42. Paris. 6 Vols. — SWAMMERDAM, Bibel der Natur. 1752. — LYONET, Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule. La Haye. 1762. — SUCKOW, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Insecten und Krustenthiere. 1818. — STRAUSS-DÜRCKHEIM, Considérations sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du melolontha vulgaris. 1828. — BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1833. — NEWPORT, »Insecta« in: Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. II. 1839. — DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. Acad. des sc. (Sav. étrangers.) IV. 1833. — Derselbe, Sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Neuroptères. ibid. VII. 1841. — Derselbe, Sur les Diptères ibid. XI. 1851. Ausserdem zahlreiche Monographien, besonders in den Ann. des sc. naturelles. — PICTET, Recherches pour servir à l'hist. et à l'anatomie des Phryganides. Génève 1834. — NICOLET, Rech. p. servir à l'histoire des Podurelles. Neuchatel 1841. — LEUCKART, die Fortpflanzung u. Entw. der Pupiparen. Halle 1858. — LUBBOCK, J., Notes on the Thysanura, Linn.

Transact. XXIII. Arbeiten von LOEW in verschiedenen entomologischen Zeitschriften. — LEYDIG's zahlreiche Untersuchungen über den feineren Bau der Insecten. — WEISSMANN, Die Entwickelung der Dipteren. Leipzig 1864. — KOWALEWSKI, A., Embryolog. Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Petersbourg. 1. XVI. No. 12.

Körperform.

§ 181.

Der Arthropodenkörper beginnt in seinen einfachsten Zuständen mit einer ungegliederten, im Naupliusstadium der Crustaceen repräsentirten Form (Fig. 106), wodurch dieser Thierstamm mit sehr tief stehenden Formen sich verknüpft zeigt. Während bei einem grossen Theile der Krustenthiere (den Entomostraken) aus der Naupliusform durch allmählich erfolgende Sprossung Glied um Glied sich anfügt, und damit den phylogenetischen Entwickelungsgang ontogenetisch reproducirt, erscheint bei den andern Krustenthieren (Malacostraken) die Entwickelung der Leibesform mehr in zusammengezogener Weise, und nur aus einzelnen Fällen wird bestimmbar, dass auch hier Anknüpfungen an jene niedere Form bestehen. Der die zeitliche Folge der Metamerenbildung zusammengezogen darstellende Entwickelungsvorgang ist bei Poecilopoden wie bei allen Tracheaten allgemein, und begründet für die monophyletische Abstammung der Gliederthiere Bedenken die durch andere Erwägungen bedeutend gestärkt werden.

Wie auch die erste Sonderung der Leibesform vor sich geht, so erscheint der Leib bei allen ähnlich wie bei den Annulaten aus einer Anzahl beweglich verbundener Gliedstücke (Metameren) zusammengesetzt, welche ihre ursprüngliche Gleichartigkeit im ausgebildeten Organismus in verschiedenem Maasse aufgeben. Durch Ausbildung einzelner, Rückbildung anderer, sowie endlich durch Concrescenz von Metamerensummen, entsteht eine bedeutende Mannichfaltigkeit der äussern Gestaltung. Im Allgemeinen herrscht die Gleichartigkeit der Metameren in frühen Jugendzuständen vor, und lässt dadurch die Abstammung von solchen Formen erkennen, deren Metameren gleichfalls noch nicht different waren. Die aus verschmolzenen Metameren entstandenen einheitlichen Abschnitte des Leibes geben ihre Entstehung in den an ihnen vorkommenden Gliedmaassen kund.

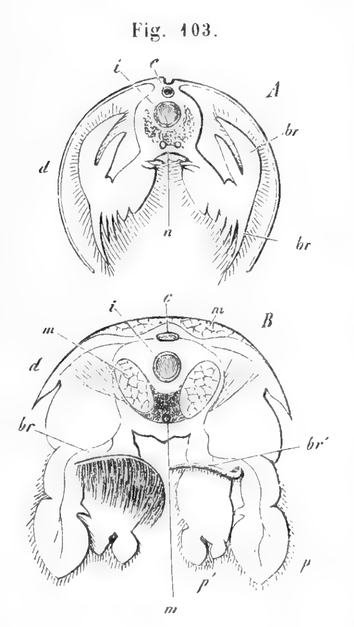
Die Concrescenz trifft am beständigsten die vordersten Metameren. Daraus entsteht ein die Mundöffnung und höhere Sinnesorgane, vornehmlich die Augen und Fühler tragender Abschnitt, der Kopf. Er bildet den einzigen aus mehrfachen Metameren bestehenden Abschnitt bei den Myriapoden, bei manchen Krustenthieren (Isopoden) und Larven von Insecten. Die übrigen Differenzirungsverhältnisse spielen in den einzelnen Abtheilungen verschiedene Rollen. Bei den Crustaceen verbindet sich mit dem Kopfe eine Anzahl der folgenden Metameren zu einer Kopfbrust (Cephalothorax). Die übrigen Metameren trennen sich

häufig wieder in zwei Abschnitte, insofern die auf den Cephalothorax folgenden von den hintersten zuweilen verschieden sind. Darnach stellen sie ein Abdomen und ein Postabdomen dar. Die Segmente des Abdomens verschmelzen bei Limulus, dessen Postabdomen durch den Schwanzstachel repräsentirt wird.

Durch duplicaturartige Ausdehnung des Integumentes einzelner Körperregionen erhalten diese besondere Schutzvorrichtungen für ihre Anhangsgebilde. Indem bei den Decapoden das Hautskelet der Kopfbrust seitlich auswächst, deckt es die Kiemen, und bildet jederseits einen besonderen mit dem umgebenden Medium communicirenden Raum, die Kiemenhöhle. Vergl. S. 255.

Solche, mehreren primitiven Körpersegmenten angehörige Entfaltungen des Hautskelets können sich auch über andere Körperabschnitte erstrecken, und für diese eine »Schale« herstellen. Die Branchiopoden zeigen hiezu in der schildartig verbreiteten Kopfbrust die ersten Anfänge bei den Phyllopoden (Apus). Eine Weiterentwickelung beider Hälften dieses Gebildes führt zur Herstellung einer zweiklappigen Schale (Fig. 103. *d*) (Limnadia). Auch bei den Daphniden ist derselbe Theil in eine den ganzen Hintertheil des Körpers deckende Schale umgestaltet, und bei den Ostracoden sind die beiden Hälften dieses Gebildes ähnlich wie bei manchen Phyllopoden, am Rücken beweglich mit einander verbunden. Die Klappen der Schale erstrecken sich hier auch über den Vordertheil des Körpers, umschliessen somit das ganze Thier.

Fig. 103.

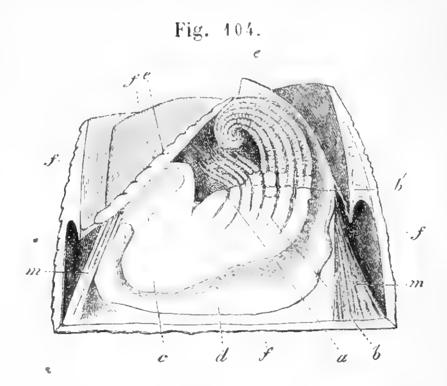


An diese Gebilde reihen sich die höchst eigenthümlichen Modificationen des Integuments der Cirripedien. Die bei den Ostracoden zur zweiklappigen Schale gestaltete Duplicatur erscheint bei den Cirripedien während eines Jugendzustandes. Indem das Thier mit den Antennen sich festsetzt, entwickelt sich der dorsale Theil des Integumentes zu einem weiten den Körper umschliessenden Sacke oder M a n t e l (Fig. 104. *d e f*), der nur in der Kopfregion mit dem letzteren continuirlich zusammenhängt. Der die ursprüngliche Anheftungsstelle tragende Abschnitt dieses Sackes bleibt entweder

Fig. 103. Querschnitte von Crustaceen. *A* eines Phyllopoden (L i m n e t i s) (nach GRUBE). *B* von S q u i l l a (nach MILNE-EDWARDS). *c* Herz. *i* Darm. *n* Bauchmark. *br* Kiemen. *d* Duplicatur des dorsalen Integumentes, in *A* eine Schale vorstellend.

weich und dehnt sich in ein stielförmiges Gebilde aus (Lepadiden), oder er gestaltet sich zu einer breiten Grundfläche (Balaniden). Bei manchen Cirripedien (Alepas) behält der ganze Mantel eine weiche Beschaffenheit. Den meisten dagegen kommen feste, durch Verkalkung entstandene Schalenstücke zu, die in der äusseren Lamelle des Mantels sich bilden. In diesen theilweise ein Gehäuse darstellenden Mantel eingehüllt liegt der übrige Körper mit dem mit Rankenfüssen besetzten Postabdomen und steht durch eine verschliessbare Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung.

Fig. 104.



Dieselbe mantelartige Hülle bildet bei den Rhizocephalen einen äusserlich bald glatten Schlauch, bald eine zu symmetrischen Lappen gebuchtete Scheibe. Eine enge Oeffnung, die der in die Mantelhöhle der Cirripedien führenden Spalte gleich kommt, leitet in einen jener Mantelhöhle entsprechenden Raum, der als Bruthöhle fungirt. Während bei den Cirripedien noch ein Theil des gliedmaassentragenden Krustenthierleibes mit der Mantelduplicatur verbunden und in sie eingesenkt fortbesteht, scheint bei den Rhizocephalen der gesammte Gliederleib in den Mantel übergegangen zu sein.

Mit dieser Rückbildung der Körperform verbindet sich eine andere aus der Art des Parasitismus entstandene Erscheinung, indem nämlich von der in den Leib des Wirthes eingesenkten Stelle des Kopfes her zahlreiche Röhrchen sich bilden, welche zum Theile in netzartigen Durchflechtungen anastomosirend zum Darmcanal des Wirthes treten und diesen auf weite Strecken umspinnen. Daraus gestaltet sich ein unmittelbar vom Darm des Wirthes ernährende Flüssigkeit beziehender, dieselbe dem Schmarotzer zuführender Apparat.

Ausserdem bietet der Parasitismus noch viele andere Beispiele seiner rückbildenden Einwirkung wie aus der mannichfaltigen Gestaltung der Siphonostomen hervorgeht.

Unter den Tracheaten besitzen die Myriapoden im Bestehen gleichartiger discreter Metameren den indifferentesten Zustand. Mannichfacher differenzirt erscheint die Leibesform bei den Arachniden. Die Galeoden besitzen von diesen die reichste Gliederung. Ein Kopf ist von 3 Thorakalmetameren gesondert, von denen wieder ein aus dis-

Fig. 104. Durchschnittdarstellung eines Balanus. *a* Mund des Thieres. *b b'* Zu rankenförmigen Gebilden umgestaltete Gliedmaassen. *c* Kopftheil des Thieres. *d* Mantelartige Umhüllung. *e e* Bewegliche Klappen zum Verschlusse des Gehäuses. *f f* Aeussere Schale. *m* Muskeln. (Nach Darwin.)

creten Metameren gebildetes Abdomen getrennt ist. Die Scorpione zeigen dagegen Kopf- und Brustmetameren zu einem Abschnitte vereinigt, und vom gegliederten Abdomen noch ein Postabdomen differenzirt. Das Abdomen setzt sich schärfer von der Kopfbrust bei den Phryniden ab, die darin mit den Araneen übereinstimmen, während die vollständigere Concrescenz der Abdominalsegmente für letztere einen Unterschied von ersteren bildet. Die Selbständigkeit der Metameren ist endlich bei den Milben völlig verschwunden und der Körper besitzt keine Spuren einer Gliederung mehr.

Bei reicherer Gliederung waltet am Körper der Insecten eine grössere Gleichartigkeit in der Vertheilung der Metameren auf die einzelnen Abschnitte. Ausser dem aus mehreren (3) Metameren gebildeten Kopfe bestehen allgemein drei Thorakalsegmente (Pro-, Meso- und Metathorax), die entweder indifferenter sind, wie bei vielen Pseudoneuropteren, wo sie nur durch die Anhangsgebilde sich auszeichnen, oder alle drei bilden zusammen einen sowohl von Kopf wie von Abdomen sich scharf absetzenden Abschnitt (Neuroptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera), oder es ist nur das erste Thorakalsegment bedeutender modificirt, während das zweite und dritte an das Abdomen sich anfügt. Dies Verhältniss ist bei Orthopteren (Saltatoria) angedeutet, bei Käfern ausgeprägt.

Das Verhalten des Abdomens wird von den vorhin berührten Beziehungen zum Thorax theilweise beeinflusst. Seine Segmente erhalten sich immer selbständig, und eine Rückbildung betrifft meist die letzten, von denen mehrere zum Geschlechtsapparate gezogen sind.

Gliedmaassen.

§ 182.

Als Gliedmaassen erscheinen bei den Arthropoden paarige, gegliederte Anhangsgebilde, die mit den Metameren verbunden als dorsale und ventrale zu unterscheiden sind. Die Vorbereitung zu dieser Einrichtung ist schon bei den höheren Ringelwürmern in dem Vorkommen von Fussstummeln ausgedrückt. Bei den Arthropoden ist diese Fortsatzbildung einerseits durch die Gliederung dieser Anhänge (s. Fig. 105. p), andererseits durch die, einer Verschiedenheit der Function entsprechende Mannichfaltigkeit der Form auf eine höhere Differenzirungsstufe

Fig. 105.

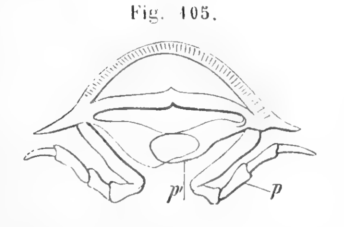


Fig. 105. Querdurchschnitt durch eine Assel mit einem Fusspaare. $p\,p'$ Abdominalanhänge zur Bildung eines Brustbehälters. (Nach Lereboullet.)

getreten, und nur in der Gleichartigkeit der ersten Anlage spricht sich der niedere Zustand aus.

Wie die niedere Bildung der Parapodien der Anneliden auch durch ihre gleichartige Reihenfolge ausgesprochen ist, so zeigt sich dasselbe ebenso in den niederen Typen der Arthropoden, wie z. B. bei den Myriapoden und bei vielen Crustaceen (Phyllopoden u. a.). Es geben sich ferner bei diesen Körperanhängen der Gliederthiere zwei Erscheinungen kund, mit der Tendenz, den vieltheiligen, dem der Ringelwürmer ähnlichen Organismus in einen mehr einheitlichen umzubilden. Dadurch schwindet bei den Arthropoden der unter den Würmern noch vielfach in hohem Grade deutliche Werth der Metameren als selbständiger auf eine Erzeugung von Individuen abzielender Bildungen (vergl. oben S. 127).

Die erste dieser Erscheinungen ist die Metamorphose der Gliedmaassen zu einer Reihe mannichfaltiger den verschiedensten Functionen dienender Gebilde. Wir sehen homologe Anhangsgebilde von den niederen Abtheilungen zu den höheren allmählich aus einem schwankenden Zustande in eine feste Gestalt übergehen, und bei der Veränderung der Function zeigt die Gliedmaasse ihre Umänderung der neuen Leistung angepasst.

Die zweite Erscheinung ist die Beschränkung der Zahl der Körperanhänge in den höheren Abtheilungen, gleichlaufend mit der grösseren Ausbildung heteronomer Segmente oder mit der Entstehung von grösseren Körperabschnitten durch Verschmelzung einzelner Segmentgruppen.

§ 183.

Die einfachsten Verhältnisse der Gliedmaassen bietet die Naupliusform der Krustenthiere. Am ungegliederten Körper erscheinen erst zwei, dann drei Paare gegliederter Anhänge. Alle fungiren als Locomotionsorgane (Schwimmfüsse), und sind mit Borsten, oft in mächtigen Büscheln besetzt. Das erste Paar dieser Gliedmaassen (Fig. 106. *a*) ist einfach, das zweite und dritte Paar gabelig getheilt, und diese Gabeltheilung erscheint an allen folgenden Gliedmaassen der Krustenthiere. Die beiden ersten Paare unterscheiden sich von dem dritten und den diesem später folgenden durch das Verhalten zu Nerven. Sie empfangen ihre Nerven vom obern Schlundganglion während das dritte wie alle folgenden von untern Ganglien versorgt wird. Daran knüpft sich eine Scheidung der Function, indem die beiden vordern Paare vorwiegend zu Antennen sich ausbilden. Beide bleiben bei Copepoden noch vielfach als Bewegungs-


Fig. 106.



Fig. 106. Nauplius eines Copepoden (Cyclops). *a b c* Gliedmaassen.

organe in Function. Am vollständigsten bei den Ostracoden. Auch die Cladoceren besitzen die zweite Antenne noch als Ruderorgan ausgebildet, und bei den Phyllopoden erhält sich dieser Zustand durch eine längere Entwickelungsperiode. Bei den Malacostraken sind beide Antennenpaare ausser Beziehung zur Ortsbewegung, wie auch immer ihre Gestaltung erscheinen mag. Gewöhnlich ist das hintere Paar (Fig. 108. *at'*) in lateraler Stellung zum vorderen (*at*), und übertrifft letzteres oft bedeutend an Volum (vergl. auch Fig. 111. *a' a''*).

Die übrigen Gliedmaassen sind ausschliesslich ventral. Sie schliessen sich mit der beginnenden Metamerenbildung an das vorhin beim Nauplius erwähnte erste Schwimmfusspaar an und vertheilen sich paarig auf die einzelnen Segmente. Wie jener Schwimmfuss und das zweite Antennenpaar laufen sie in zwei Aeste aus, welche meist ungleichartige Differenzirungen eingehen, indem der eine Zweig mächtiger sich ausbildet und zum Hauptstücke der Gliedmaassen wird, indess der andere mehr ein Anhangsgebilde vorstellt. Durch Beziehungen zur respiratorischen Function kann jedoch auch dieser Theil der Gliedmaassen bedeutende Ausbildung erfahren. In der Function theilen sämmtliche Gliedmaassen sich in verschiedene Verrichtungen, denen entsprechend sie umgestaltet sind.

Fig. 107.



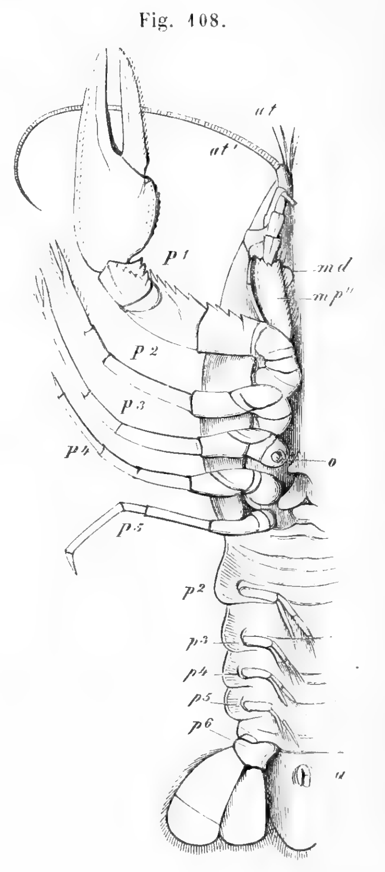
Die vorderen dieser ventralen Gliedmaassen werden, soweit sie in der Nähe der Mundöffnung liegen, zu Mundorganen umgebildet, entweder ausschliesslich als Kiefer, oder nur theilweise, als Kieferfüsse. Bei den Branchiopoden sind nur einige Paare zu Mundorganen verwendet, und die übrigen bei den Phyllopoden meist sehr zahlreichen Gliedmaassen verhalten sich ziemlich gleichartig als Schwimmfüsse. Aehnliches bieten die Ostracoden, Copepoden und Cirripedien, deren hintere Gliedmaassen jedoch in die charakteristischen Rankenfüsse umgebildet sind (Fig. 104. *bb'*). Am bedeutendsten ist die Veränderung der Gliedmaassen bei den Malacostraken, für welche der Befund bei einem Decapoden näher betrachtet werden soll. Hier treffen sich 6 Gliedmaassenpaare zu Mundorganen gestaltet, an welchen sich die Form des Phyllopodenfusses wenig verändert fort erhielt. Auf ein Paar derber Kiefern (Fig. 107. *md*) folgen zwei Paar Kinnladen (Maxillen) (*mx*, *mx'*), denen drei Paare von Kieferfüssen (*mp*, *mp'*, *mp''*) sich anschliessen. Durch die letztern findet ein allmählicher Uebergang zu den locomotorischen Gliedmaassen statt. Von diesen sind noch fünf Paare P^1—P^5) am Cephalothorax angebracht, den sie mit den Kiefer-

Fig. 107. Mundgliedmaassen von Astacus fluviatilis *md* Mandibel. *mx* Erste, *mx'* zweite Maxille. *mp*, *mp'*, *mp''* Kieferfüsse. *c* Anhang.

füssen und Kiefern aus ebenso viel Metameren entstanden beurkunden helfen. An den Endgliedern der meisten dieser Schreitfüsse kommt durch bedeutende Ausdehnung des vorletzten über das letzte die Scheerenbildung zu Stande, die meist am ersten Fusspaare überwiegend entfaltet als Waffe dient. Wie die Kieferfüsse besitzen auch die Schreitfüsse Kiemenbüschel als Anhänge.

Am Abdomen sind endlich fünf Fusspaare in schwache Schwimmfüsse umgewandelt, davon das erste bei den Männchen als Begattungsorgan fungirt, bei den Weibchen rückgebildet ist. Bei den letztern tragen die 4 übrigen (Fig. 108. p^2—p^5) die Eier. Am bedeutendsten endlich ist das letzte Gliedmaasspaar verschieden, indem es (p^6) mit dem Endsegmente des Körpers zusammen eine kräftige Schwanzflosse herstellt, deren seitlichen Theil es bildet.

Fig. 108.



Andere Malacostrakenabtheilungen zeigen hiervon mehr oder minder bedeutende Verschiedenheiten je nach der Zahl der Mundorgane oder der als Locomotionsorgane verwendeten und diesen Functionen angepassten Gliedmaassen. So sind z. B. bei den Asseln 4 Gliedmaassen in Mundtheile verwandelt, die folgenden 8 erscheinen als Gehfüsse, und die letzten vier endlich bilden der Athmung dienende Platten.

Die Verknüpfung der Athmung mit der Locomotion, wie sie sich in der Umwandlung der Gliedmaassen in Kiemenblättchen oder in der Sonderung von Kiemen der verschiedensten Gestalt an den Gliedmaassen ausspricht, trifft sich als eine tiefgehende Erscheinung. (s. Kiemen.)

Fig. 108. Gliedmaassen von Astacus fluviatilis, von der Bauchfläche gesehen. *at* vordere, *at* hintere Antenne. *ms'* Mandibelstück. *mp''* dritter Kieferfuss, alle übrigen Mundgliedmaassen bedeckend. P^1—P^5 Schreitfüsse. p^2—p^5 Schwimmfüsse des Abdomens. p^6 Flossenfuss. *a* Afteröffnung. *o* Mündung des Oviductes am Basalgliede des dritten Schreitfusses.

Kiemen.

§ 184.

Die an den Gliedmaassen der Crustaceen bestehende Spaltung macht diese Gebilde bei Verbreitung ihrer Gliedstücke ebenso zur respiratorischen Function geeignet, wie sie es zur Locomotion sind. Mit einer Verdünnung des Integumentes an bestimmten Abschnitten entstehen den Gasaustauch zwischen dem im Innern der Gliedmaassen circulirenden Blute und dem umgebenden Medium fördernde Einrichtungen, welche bald die gesammte Gliedmaasse bald nur ein Gabelstück derselben als Respirationsorgan erscheinen lassen.

Eine fernere Differenzirung führt dann zu einer Vermehrung der respiratorischen Lamellen einer Gliedmaasse oder zu fadenförmigen Umbildungen derselben. Die Verbreitung von Kiemenbildungen mit den Gliedmaassen der Würmer lässt darin eine Vorbildung der bei Crustaceen weiter entwickelten Einrichtung erscheinen, die hier typisch ward.

Die allmähliche Ausbildung der Kiemen lässt sich von Stufe zu Stufe durch die Reihe der Krustenthiere verfolgen, und die Functionen der Athmung und der Ortsbewegung sind häufig so innig mit einander verbunden, dass es schwer ist zu entscheiden, ob gewisse Formen der paarigen Körperanhänge als Kiemen oder als Füsse oder als beides zugleich gelten dürfen. Nicht selten ist diese Umwandlung der Locomotionsorgane in Athmungswerkzeuge in der Reihenfolge der Gliedmaasen eines und desselben Individuums wahrnehmbar. Die kiementragenden Metameren sind sehr verschieden, so dass man sagen kann, die Gliedmaassen jedes Segmentes seien befähigt, Kiemen vorzustellen, oder aus einem ihrer beiden primitiven Aeste Kiemengebilde entwickelnd, als Träger derselben aufzutreten. Wie der Ort, so wechselt auch die Zahl und die specielle Structur dieser Athmungsorgane.

Wo die Füsse selbst Kiemen vorstellen, erscheinen sie als breite, dünne Lamellen (vergl. Fig. 103. *A br*), deren Oberflächen der Wechselwirkung zwischen dem in ihnen kreisenden Blute und dem umgebenden Wasser günstig sind. Solche Gebilde zeigen sich verbreitet bei den Branchiopoden, bei denen meist eine grössere Anzahl von Fusspaaren als Kiemen erscheint und noch besondere beutelförmige Anhänge als vorzugsweise mit jener Function betraut unterscheiden lässt. Als Kiemenblätter erscheinen auch die Bauchfüsse der Isopoden. Bei den Amphipoden sind die Kiemen schlauchförmige Anhänge der Thorakalsegmente, die in der Regel an den Basalgliedern der Füsse befestigt sind. Dagegen tritt bei den Stomapoden eine aus der Grundform hervorgegangene andere Bildung auf, indem die fünf Schwimmfusspaare des Abdomens an ihrer Basis ein median gerichtetes Büschel verzweigter Kiemenfäden tragen (Fig. 103. *B br.*).

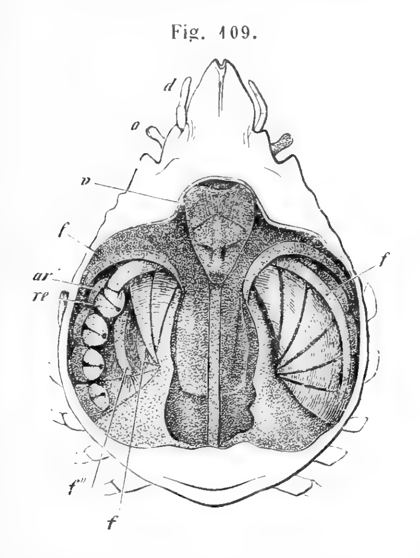
Eine continuirliche Reihe von den einfachsten zu den complicirtesten Verhältnissen führt von den Schizopoden zu den Decapoden. Ersteren fehlen gesonderte Kiemen nicht selten (Mysiden), oder sie erscheinen als verästelte Anhänge der Gliedmaassen des Cephalothorax, frei nach aussen flottirend (Thysanopoden). Allmählich entwickelt sich eine Duplicatur vom Hautskelete des Cephalothorax her und bildet eine den seitlichen Raum über den Brustfüssen bedeckende Lamelle (S. 248). In diesen Raum lagern sich die von den Brustfüssen oder von der Körperwand entspringenden Kiemen, er wird dadurch zur seitlich geschlossenen Kiemenhöhle (Decapoden), welche durch eine vom freien Rande jener Lamelle und der Basis der Füsse begrenzte Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Indem sich die Decklamelle der Kiemenhöhle ventral enger an den Körper anlegt, wird die anfänglich einfache, Einlass gebende Längsspalte in zwei Abschnitte zerlegt, und es bildet sich so eine grössere hintere und eine weiter nach vorne gelegene kleinere Oeffnung, durch welche das durch die grössere eingetretene Wasser, nachdem es die Kiemen bespült hat, wieder nach aussen gelangt. Die Kiemen können sich theilweise von der Fussbasis entfernen und von der Wand der Kiemenhöhle entspringen, entsprechen aber dann noch häufig in ihrer Zahl den Gliedmaassen. Bei den meisten Decapoden ist jedoch die Zahl der Kiemen beträchtlich vermehrt, indem die vordersten Fusspaare mit mehreren Kiemen versehen sind und überdies noch einige Paare der Kieferfüsse an dieser Einrichtung theilnehmen. Eine schärfere Sonderung der respiratorischen Gliedmaassen drückt sich bei den Pöcilopoden aus, deren vordere Gliedmaassen der Anhangsgebilde entbehren, indess die dem Abdomen angefügten 5 Fusspaare in breite Platten umgewandelt eine bedeutende Anzahl von Kiemenlamellen tragen.

§ 185.

Ein rascherer Wasserwechsel um den Kiemenapparat wird auf mannichfache Weise bewerkstelligt. Am einfachsten sind diese Verhältnisse da, wo die Gliedmaassen selbst als Kiemen fungiren, oder wo die Kiemen, wenn auch als besondere Organe, den Schwimmfüssen angeheftet sind. Die Action der Gliedmaassen ruft hier einen beständigen Wasserwechsel um die Organe hervor, und bringt die Respiration mit der Ortsbewegung in directe Beziehung. Die Gliedmaassen der Branchiopoden und die Schwimmfüsse der Stomapoden können als Beispiele für diese Einrichtung angeführt werden. Bei anderen besorgt den Wasserwechsel ein besonderer aus den modificirten Afterfüssen gebildeter Deckapparat der Kiemen, wie dies bei den Pöcilopoden und bei den Asseln der Fall ist. Durch die stete Bewegung dieser Deckplatten ist auch im ruhenden Zustande der Thiere eine beständige Erneuerung des Wassers ermöglicht.

Die Bildung einer Kiemenhöhle bedingt die Sonderung neuer Vorrichtungen, durch welche der Wasserwechsel besorgt wird. Bei den mit Kiemenhöhlen versehenen Decapoden bestehen jederseits besondere Strudelorgane (Flagella), (Fig. 109. *f*), welche über sämmtliche Kiemen als schmale und dünne Fortsätze sich hinweg erstrecken und an die Basis eines Kieferfusses geheftet, von diesem in beständige Bewegung gesetzt werden. (Brachyuren.)

Fig. 109.



Von respiratorischer Bedeutung müssen die Lamellen des Integuments gelten, welche bei vielen Entomostraken die Träger der Schalenbildungen sind. Diese Beziehung zur Athmung wird dadurch verständlich, dass diese Mantellamellen ein nicht unbedeutender Blutstrom durchkreist, und durch die Dünnwandigkeit des Organs für den Gasaustausch günstige Bedingungen gegeben erscheinen, dass ferner durch die Schwimmbewegungen der Gliedmaassen ein energischer Wasserwechsel an der Innenfläche des Mantels besorgt wird. Mit einer Ausdehnung der Mantellamellen (Limnadiaceen) wird diesen auch ein grösseres Gewicht bei der Vermittelung der Athmung zufallen, welches sich in dem Maasse noch erhöhen muss, als die Gliedmaassen an Zahl reducirt, und nur von geringen Blutmengen durchströmt, an respiratorischer Bedeutung verlieren, wie dies bei den Ostracoden, dann auch bei den Daphniden der Fall ist.

Während in diesen Fällen der Mantel keine besonders hervortretende Organisation als Kiemenorgan besass, erscheint eine solche bei den Cirripedien. Bei den Balaniden erheben sich von der Innenfläche der Mantelhöhle, zwischen der Seitenwand und der Basis, gefaltete als Kiemen fungirende Lamellen und zeigen damit die Differenzirung eines besonderen Organes.

Fig. 109. Kiemen eines Brachyuren. Das Rückenintegument des grössten Theils des Cephalothorax ist entfernt. In der Mitte ist die Leibeshöhle mit dem vom Kaumagen *v* kommenden Darme sichtbar, seitlich davon ist die Kiemenhöhle geöffnet, rechts finden sich die Kiemen in sechs Blätterreihen, links sind vier derselben abgeschnitten, ebenso das Flagellum *f*, um den unter den Kiemen liegenden Strudelapparat *f' f''* sichtbar zu machen. *o* Augen. *d* Fühler. *ar* Eine einzelne Kieme, bei *re* abgeschnitten.

Gliedmaassen der Tracheaten.

§ 186.

Die Gliedmaassen der Tracheaten unterscheiden sich von jenen der Krustenthiere durch den Mangel der Gabeltheilung, so dass sie aus einer einfachen Reihe von Gliedstücken sich zusammensetzen. Alle Tracheaten zeichnet ferner ein einziges Antennenpaar aus, worin auch die Pöcilopoden ihnen sich anschliessen. Diese Antennen sind bei den Pöcilopoden wie bei den Arachniden den Mundorganen zugetheilt, bei den Scorpionen als Scheerentaster (Scheerenkiefer), bei den Spinnen als Kieferfühler (Klauenfühler) bezeichnet. Ungeachtet dieser Beziehungen sind diese Gebilde den Antennen der Myriapoden und Insecten homolog, indem sie wie diese ihre Nerven vom oberen Schlundganglion empfangen. In Anpassung an zahlreiche Leistungen im Dienste mit ihnen verbundener Sinnesorgane bieten sie bei den Insecten höchst mannichfaltige Ausbildung dar.

Ventrale Gliedmaassen erscheinen gleichartig angelegt und lassen damit die auftretende Sonderung als einen später erworbenen Zustand erkennen, mit dem sie verschiedenen Leistungen gemäss in verschiedene Formzustände treten. Vorderen Metameren angehörige Gliedmaassen gehen wieder in Mundorgane über, hinteren zugetheilte in Füsse, und an den letzten Metameren erleiden die Gliedmaassen vollständige Rückbildung und treten oft nicht einmal in der Anlage auf. Im Ganzen ist die Zahl dieser Gliedmaassen viel beschränkter als bei den Krustenthieren, und innerhalb der Classen hält sie sich stets in feststehenden Grenzen, und die Zahl der Mundgliedmaassen, wie die der Füsse ist constant. Den Arachniden kommt nur ein einziges Paar solcher Mundgliedmaassen zu. Es stellt bei den Spinnen die einen mehrgliedrigen Taster tragenden Kinnladen vor, die bei den Scorpionen den Scheerenfüssen, bei den Phryniden den mit einem mächtigen Haken bewaffneten »Tastern« entsprechen. Die Milben besitzen die beiderseitigen Stücke zu einer rinnenförmigen Unterlippe verbunden, in welcher die stiletförmigen Kiefergebilde geborgen sind. Die vier übrigen Gliedmaassenpaare stellen Füsse vor, deren erster bei den Phryniden geisselförmig gestaltet ist.

Bei den Myriapoden stimmen die Mundgliedmaassen mit denen der Insecten überein. Von drei Paar Anhängen bildet das erste meist starke zangenartig gegeneinander wirkende Kiefer, das zweite stellt bei den Chilopoden ein Maxillenpaar vor, indess das dritte zu einer Unterlippe sich verbindet. In diese geht bei den Chilognathen auch das erste Maxillenpaar ein. Alle übrigen Gliedmaassen stellen Füsse dar, die zuerst in drei Paaren auftreten, hinter welchen dann neue hinzukommen, so dass jedem Leibesmetamer ein Paar Füsse — bei

den Chilognathen mit Ausnahme der vorderen Metameren — sogar je 2 Fusspaare — zukommen (Diplopoden).

§ 187.

Aus der ursprünglich gleichartigen Gliedmaassenanlage (vergl. Fig. 110. *A*) sondern sich bei den Insecten Antennen, Mundorgane und Füsse (Fig. 110. *B*). Die Mundorgane bilden gegeneinander wirkende Kiefertheile, von denen die beiden hinteren Paare (Maxillen) in bewegliche, dem ersten Paare fehlende Anhänge, Taster, fortgesetzt sind. Sie stellen Kauorgane vor. Durch das Verwachsen des zweiten Maxillenpaares zu einer Unterlippe, der die Taster als Lippentaster ansitzen, entstehen fernere Modificationen. Die Verschmelzung ist unvollständig bei den meisten Pseudoneuropteren, z. B. bei den Libellen, den Heuschrecken, oder sie ist vollkommen wie bei den Coleopteren.

Fig. 110.

Noch bedeutendere Modificationen entstehen an diesen Theilen mit der Anpassung ihrer Function an eine andere Art der Nahrungsaufnahme, mittels Saugen. Die Hymenoptern, deren Mundtheile in beiderlei Richtung fungiren können, zeigen die Organe noch in ziemlich derselben Form wie andere Insecten mit Kauorganen, aber die Maxillen sind bedeutend verlängert und ebenso die Unterlippe mit ihren Tastern. Auf ihrer gegen die Mundöffnung gerichteten Fläche ist ein Vorsprung, die Zunge, entstanden, der an seiner Basis noch zwei seitliche Anhänge, Nebenzungen, zeigt. Bei Manchen kommt den letzteren eine der Zunge ähnliche Ausdehnung zu.

Minder leicht sind die Mundtheile der ausschliesslich saugenden Insecten von den Kauwerkzeugen ableitbar. Hemiptera und Diptera besitzen die Mandibeln und Maxillen in Borsten umgestaltet, von denen die Maxillenborsten bei vielen Dipteren rudimentär sind. Die Unterlippe bildet für diese Borsten eine bei Hemipteren gegliederte, bei Dipteren meist weiche Scheide, welche noch die Lippentaster oder deren Rudimente trägt. An der kurzen Oberlippe sitzt ein den Hemipteren fehlendes Zungenrudiment. Die Mundorgane der Schmetterlinge sind in einer andern

Fig. 110. Entwickelungsstadien von Hydrophilus piceus in ventraler Ansicht. *A* Ein früheres, *B* ein späteres Stadium. *ls* Oberlippe. *at* Antenne, *md* erstes Mundgliedmaassenpaar (Mandibel). *mx* Zweites Paar (Maxille). *li* Drittes Paar (Unterlippe). *p' p'' p'''* Füsse. (Nach KOWALEWSKI.)

Richtung differenzirt. Hier bilden die rinnenförmig gestalteten, zu einer Röhre verbundenen Maxillen einen meist beträchtlich langen, spiralig einrollbaren Rüssel, an dessen Basis kleine Kiefertaster sich vorfinden, die von den meist grossen Tastern der kurzen rudimentären Unterlippe bedeckt sind.

Während die Mundgliedmaassen den zum Kopfe verschmelzenden Metameren zugetheilt sind, erscheinen die folgenden Gliedmaassen als Füsse, als Anhangsgebilde der drei nächsten oder thorakalen Metameren. Die an ihnen auftretende Gliederung ergibt sich bei ihrer Uebereinstimmung als eine gemeinsam ererbte und nur an den der Anpassung zugänglicheren Endabschnitten sind bedeutendere Differenzen wahrnehmbar. Andere Eigenthümlichkeiten stellen sich als Ausdruck mannichfaltiger Anpassungen an modificirte Verrichtungen dar.

Obwohl drei Fusspaare constant sind, so ist doch bei vielen Insecten eine grössere Zahl in der Anlage erkennbar, woraus auf eine Abstammung von mehrfüssigen Formen geschlossen werden kann. Von diesen hinter den drei Thorakalfüssen befindlichen Fussrudimenten erlangen einzelne eine bedeutendere Entfaltung und werden, wenn auch nicht so hochgradig wie die vorderen ausgebildet, doch während gewisser Entwickelungsstadien in locomotorische Function gestellt, wie die sogenannten Afterfüsse der Schmetterlings- und Blattwespenlarven, oder sie stellen nicht locomotorische Anhänge vor, wie bei manchen Käferlarven oder ausgebildeten Zuständen der letztern.

§ 188.

Ausser den Antennen treten dorsale Gliedmaassen unter den Tracheaten nur bei den Insecten auf. Da sie stets den hinter dem Kopfe befindlichen Metameren zukommen, empfangen sie — wie sämmtliche ventrale Gliedmaassen — ihre Nerven vom Bauchstrange. Ob sie mit den bei Crustaceen sich nicht selten von den Füssen entfernenden und selbständig den Metameren angefügten Kiemen verwandt sind, ist in hohem Grade zweifelhaft, und schwerlich dürften sie von jenen her sich ableiten, woraus eine selbständige Behandlung dieser Organe sich rechtfertigt.

Die dorsalen Gliedmaassen erscheinen als blatt- oder fadenförmige, zuweilen in Büscheln gruppirte Fortsätze der Metameren im Wasser lebender Larven der Ephemeriden, Perliden, Phryganiden u. a. Diese Anhangsgebilde besitzen respiratorische Function, und werden wegen der in sie eintretenden Tracheen, als Tracheen-Kiemen bezeichnet. Sie besetzen den Körper meist in grösserer Ausdehnung. Die blattartig verbreiteten Formen werden in einer für den Wasserwechsel wichtigen Bewegung getroffen, ähnlich den respiratorischen Gliedmaassen der Phyllopoden, ohne dass sie jedoch locomotorische Beziehungen erkennen liessen.

Mit den blattförmigen Tracheenkiemen müssen die Flügel homolog gelten, die sowohl in der Anlage, wie in der Verbindung mit dem Körper und in ihrem Bau viele Ueberstimmung zeigen. In ihrer Beschränkung auf das 2te und 3te Thorakalsegment würden sie Reductionen der Zahl der Kiementracheen vorstellen. Die Nothwendigkeit der Voraussetzung, dass der Flügel nicht als solcher entstand, sondern aus einem in anderer Function stehenden Organe sich hervorbildete, gibt bei der Vergleichung mit den Kiementracheen gleichfalls einen Factor ab. In manchen Fällen gibt sich die Gliedmaassennatur der Flügel in einer Gliederung kund, die nur als Anpassung gelten kann. Sie findet sich an dem einschlagbaren 2ten Flügelpaare der Coleopteren und der Forficuliden, in beiden Fällen mit der Umwandlung des ersten Paares in Flügeldecken zusammenfallend.

Beide Flügelpaare besitzen die gleichartigsten Verhältnisse bei den Pseudoneuropteren. In den übrigen vierflügligen Ordnungen sind sie grösseren Differenzirungen unterworfen. Ausser Grössenverschiedenheiten, die schon bei Hymenopteren und Lepidopteren meist in einem Ueberwiegen des ersten Paares sich zeigen, ergeben sich noch Modificationen im Bau, wodurch ein geänderter functioneller Werth sich ausspricht. Bei den Orthopteren erscheint das erste Flügelpaar häufig nur als Deckorgan des zweiten, deutlicher bei den Käfern, deren zweites Paar häufig rudimentär wird. Die Flügeldecken sind dann zu Schutzorganen des unter ihnen geborgenen Abdomens geworden. Die Hemipteren bieten eine ähnliche Differenzirung. Nur das vordere Flügelpaar besitzen die Dipteren, bei denen ein hinteres Paar noch spurweise in den sogenannten Schwingkölbchen (Halteren) sich forterhält. Dagegen besteht nur das hintere, am dritten Thorakalsegmente befestigte Flügelpaar bei den Strepsipteren.

Integument und Hautskelet.

§ 189.

Das Integument der Arthropoden erscheint selbständiger und unabhängiger von der Muskulatur und lässt stets zwei Lagen unterscheiden.

Die von einer Zellschichte oder einem Syncytium abgeschiedene Cuticularschichte überzieht im Anschlusse an die bei vielen Würmern bestehenden Befunde die gesammte Oberfläche des Körpers, und setzt sich an den Oeffnungen innerer Organe als Auskleidung letzterer fort. Durch ihre Mächtigkeit bildet sie den bedeutendsten Theil des Integumentes, an Dicke und Festigkeit ausserordentlich wechselnd. Weich und biegsam ist sie zwischen den Körpersegmenten, wo dieselben beweglich mit einander verbunden sind, fester dagegen zumeist an den Metameren selbst, sowie an den Gliedmaassen; im Allgemeinen bewegt sich ihre physikalische Beschaffenheit innerhalb einer grossen Breite,

und von der weichen Körperhülle der Spinnen und der meisten Insectenlarven, finden sich alle Uebergänge zu dem starren Panzer, der den Körper der meisten Krustenthiere, der Tausendfüsse, der Scorpione und unter den Insecten vorzüglich jenen der Käfer u. s. w. bedeckt. Der verschiedene Grad der Festigkeit hängt nicht blos von der Dicke der Cuticula, sondern vorzüglich von der Chitinisirung der Schichten derselben ab. Im neugebildeten Zustande erscheinen auch dicke Lagen noch weich, um erst mit dem Platzgreifen jener chemischen Veränderung an Resistenz zu gewinnen. Zur Erhöhung der Festigkeit dieses Chitinpanzers trägt bei vielen Krustenthieren, wie auch bei Myriapoden die Ablagerung von Kalksalzen bei. Dieses Starrwerden der Cuticula setzt der Ausdehnung des Körpervolums beim Wachsthum eine Grenze, und daraus entspringt in jenen Fällen für die Zeit der Fortdauer des Wachsthums ein in Intervallen wiederkehrendes Abwerfen der Cuticula — die Häutung —.

Gemäss ihrer Entstehung zeigt die Cuticularschichte überall deutliche Lamellen. In der Regel werden sie von Porencanälen durchsetzt, in welche Fortsätze der Matrix sich einsenken.

Die relativ dünne Matrix der Cuticularschichte ist homolog der Epidermis anderer Thiergruppen. Obgleich sie in manchen Fällen (Crustaceen) Pigmente einschliesst, ist sie in der Regel doch farblos, denn die Färbung der Gliederthiere rührt meist von Pigmentablagerungen in der äusseren Chitinhülle her. Unter dieser eigentlichen Epithelschichte (die auch als Hypoderm unterschieden wird) kommt noch eine Bindegewebsschichte vor, welche jedoch im Vergleiche zur Cuticularschichte wie zur Matrix meist wenig entwickelt ist.

§ 190.

Durch erhöhte Festigkeit der abgesonderten Chitinschichten treten diese in eine neue Function und werden zu einem Hautskelete, welches nicht blos ein Schutzorgan für die in den Leibesraum gebetteten Organe vorstellt, sondern auch zum Stützapparat wird, und der Leibesmuskulatur Ursprungs- und Insertionsstellen darbietet. Dieses Verhältniss erstreckt sich vom Körper auf dessen Gliedmaassen, deren Integument ebenfalls als Skelet fungirt.

Die Entstehung grösserer ungleichartiger Abschnitte wirkt in mancher Beziehung umgestaltend auf das Hautskelet, indem sie Differenzirungen hervorruft. Solche sind durch Vorsprünge und Fortsatzbildungen des Hautskelets nach innen zu gegeben, welche sich besonders an den die als Mundwerkzeuge oder als Organe der Ortsbewegung fungirenden Gliedmaassen tragenden Abschnitten treffen und hier einen Zusammenhang mit der Mächtigkeit der Ausbildung letzterer nicht verkennen lassen. Sehr entfaltet sind diese Fortsätze an der Kopfbrust der höheren Krustenthiere. Auch fehlen sie nicht bei den übrigen Classen in den Gliedmaassen tragenden Abschnitten des Körpers. Sie finden sich

besonders im Kopfe und Thorax bei manchen Insectenordnungen (Käfer, Hymenopteren, Orthopteren), wo ihr Complex als Endothorax bezeichnet ward. Diese Theile bilden häufig einen Stützapparat für das Nervensystem und können dasselbe sogar auf einzelnen Strecken umschliessen. Ihre Bedeutung läuft auf eine Vergrösserung der Muskelursprünge tragenden Binnenfläche des Hautskelets hinaus.

Als Skeletbildungen sind ferner die Schalen von Bedeutung, welche aus der Chitinbedeckung der Mantelduplicaturen mancher Branchiopoden sowie der Ostracoden hervorgehen, ebenso gehören hieher die Gehäuse der Cirripedien. Bei aller Verschiedenheit ihrer Form und Grösse bilden sie constante Einrichtungen. Zwei Paar Leisten oder Platten umschliessen den Eingang in die Mantelhöhle, und bilden einen beweglichen Deckelapparat. Bei den Balaniden entwickeln sich unter den Lepadiden nur angedeutete Schalenstücke zu einem zusammenhängenden starren Gehäuse (Fig. 104. *ff*), an welchem nur der den Eingang zur Mantelhöhle verschliessende Deckelapparat beweglich bleibt.

§ 191.

Verlängerungen oder Fortsätze des Integumentes erscheinen mannichfach als Stacheln, Borsten oder haarähnliche Bildungen, die bei Krustenthieren, Arachniden und Insecten in unendlich vielen Modificationen vorkommen und bald innig und unbeweglich mit dem Chitinpanzer verbunden sind, dessen Auswüchse sie darstellen, wie die Borsten an gewissen Körpertheilen der Krustenthiere, die Haare der Spinnen, Raupen u. s. w., bald im ausgebildeten Zustande nur lose dem Körper ansitzen, wie die Schuppen der Schmetterlinge. In beiden Fällen steht die Chitinbekleidung des Fortsatzes mit dem übrigen Integumente in continuirlichem Zusammenhang. An den beweglichen Anhangsgebilden dieser Art findet sich an der Verbindungstelle ein weicherer Abschnitt der Chitinlage, während die Cuticula gleichartig auf die starren Fortsätze sich erstreckt. — Auch zu Stimmorganen werden Integumentgebilde, wie Zähnchen und Leisten bei manchen Insecten (Heuschrecken, Cicaden) verwendet.

Dem Integumente gehören Drüsenorgane an, welche aus Modificationen der Epidermisschichte sich ableiten. In geringerer Verbreitung treffen sie sich bei den Krustenthieren, häufiger bei Insecten. Der secernirende Theil der Drüse besteht entweder nur aus einer einzigen Zelle, oder aus einer geringen Anzahl derselben, und der Ausführgang wird grossentheils von Porencanälen der Cuticularschichte dargestellt.

Eine ansehnliche Entwickelung bieten die Hautdrüsen bei wachsbereitenden Insecten an gewissen Körperstellen. Bei den Aphiden, mehr noch bei einzelnen Hymenopteren sind Gruppen von Hautdrüsen in wachsabsondernde Apparate umgewandelt. Fernere Differenzirungen

von Hautdrüsen stellen die Spinndrüsen der Araneen vor. Im Abdomen lagernde, auf mehreren Paaren unterhalb der Afteröffnung angebrachter Warzen (Spinnwarzen) ausmündende Drüsen liefern ein Secret, welches an der Luft zu einem Chitinfaden erstarrend den Faden des Gewebes der Spinnen bildet.

Ein durch die Beschaffenheit seines Secretes ähnlicher Apparat findet sich bei den Larven vieler Insecten. In den Larven von Schmetterlingen, manchen Käfern und Hymenopteren liegt neben dem Darme ein Paar langer, meist gewundener Drüsenschläuche, deren dünne Ausführgänge an der Unterlippe vereint sich öffnen. Ihr Secret liefert den Seidenfaden der Gespinnste dieser Larven. Vor dem Eintritte des ruhenden Puppenzustandes bieten die »Spinngefässe« (Serictarien) den höchsten Grad ihrer Ausbildung dar; nach der Fertigung des Gespinnstes erliegen sie einer Rückbildung.

Andere Drüsen erscheinen endlich durch ihr Secret als Giftdrüsen, z. B. bei Spinnen am Klauenfühler mündend, bei Scorpionen am Schwanzstachel, und vergrössern den Reichthum der aus dem Drüsenapparat des Integumentes gestalteten Differenzirungen.

Muskelsystem.

§ 192.

Die Muskulatur bietet bei den Arthropoden nicht mehr jenes gleichartige Verhalten einzelner Rings- oder Längsfaserschichten wie am Hautmuskelschlauche der Würmer. Vielmehr ist eine Sonderung eingetreten, und wir treffen discrete Bündel aus einer verschieden grossen Summe quergestreifter Muskelfasern. Der Hautmuskelschlauch hat sich zu einem Complexe einzelner Muskeln umgebildet, die zusammen ein Muskelsystem vorstellen. Da das Skelet der Arthropoden ein äusseres ist, nehmen die Muskeln Ursprungs- und Ansatzstellen im Innern der Hohlcylinder oder Cylinderabschnitte, als welche sich sowohl die Körper- wie die Gliedmaassensegmente darstellen. Sowohl in der Zahl der einzelnen Muskeln als in der mannichfachen Anordnung derselben bietet das Muskelsystem eine hohe Entwickelungsstufe, die immer der verschiedenartigen Bedeutung der Körpersegmente und der verschiedengradigen Ausbildung derselben entsprechend sich verhält und in gleicher Weise von der Muskulatur der Ringelwürmer differirt, wie diese durch die mehr homonome Metamerie von der heteronomen der Arthropoden sich unterscheiden.

Bei einer Gleichartigkeit der Metameren ist auch die Muskulatur derselben gleichartig, sowie durch die ungleichartige Entwickelung einzelner Metameren, sei es durch die Verschmelzung einiger oder mehrerer derselben zu einem grösseren Körperabschnitte oder sei es, dass durch Rückbildung eine entsprechend ungleichartige Anordnung der

betreffenden Muskeln zu Stande kommt. Einen bedeutenden Einfluss auf die Entfaltung der Muskulatur besitzt die Ausbildung der Gliedmaassen. Die zur Bewegung derselben (Füsse oder Flügel) dienenden Muskeln inseriren sich häufig an besondere, von den betreffenden Theilen der Chitinhülle jener Gliedmaassen nach innen gerichtete Fortsätze, welche sowohl als Verlängerungen der Hebelarme erscheinen, als auch zur Vergrösserung der Insertionsfläche dienen.

Das Zahlenverhältniss der Muskeln sowie ihre Anordnuug erleidet bei den einer Metamorphose unterworfenen Arthropoden oft beträchtliche Veränderungen. Dies gilt sowohl für die progressive als für die regressive Form. Bei der ersteren ist die Veränderung eine Differenzirung in ungleichwerthige Gruppen; bei der letzteren eine Rückbildung grösserer Partieen, wie solches bei den parasitischen Crustaceen, auch bei festsitzenden Formen derselben, sich trifft.

Nervensystem.

§ 193.

Das Nervensystem der Arthropoden leitet sich von jenem der Würmer ab, indem es in seinen Grundzügen mit diesem vollständig im Einklang sich findet. Eine über dem Schlunde lagernde Ganglienmasse erscheint als Kopfganglion oder Gehirn, von welchem zwei Commissuren den Schlund umgreifen, mit einem ventralen Ganglienpaare sich zum Nervenschlundring verbindend. Von den untern Ganglien aus erstreckt sich eine durch Längscommissuren verbundene Reihe von Ganglien längs der ventralen Innenfläche des Leibes, die Bauchganglienkette. Das Uebergewicht des Kopfganglions über die ventralen Ganglien, schon bei Ringelwürmern vielfach wahrnehmbar, wird bei den Arthropoden im Allgemeinen noch ausgeprägter, und dieser zum Theile durch die Beziehungen zu höher entfalteten Sinneswerkzeugen bedingte Umstand lässt es begreifen, wenn man in der dorsalen Schlundganglienmasse etwas dem Gehirne der Wirbelthiere Aehnliches hat erkennen wollen. Von einer ähnlichen Anschauung geleitet, verglich man dann auch die Bauchganglien, als Bauchmark, mit dem Rückenmarke der Vertebraten, und hat diese Bestrebungen sogar noch weiter auszuführen gesucht. Diese Versuche ignoriren die gänzliche Verschiedenheit des bei Arthropoden und Wirbelthieren sich ausprägenden Typus und müssen als verfehlte bezeichnet werden. Wenn wir daher das obere Schlundganglion als »Gehirn« bezeichnen, so soll damit keine exclusive Vergleichung mit dem so benannten Theil des Nervensystems der Vertebraten ausgedrückt sein, denn es ist wie jenes der Würmer dem gesammten Centralnervensystem der Vertebraten homolog.

Die Massenentfaltung des Gehirns steht, wie oben angedeutet, in

directem Zusammenhang mit der Entwickelung der höheren Sinnesorgane, besonders der Sehwerkzeuge, und zeigt ihre Modificationen zum grossen Theile von diesen abhängig. Auch die Bauchganglienkette erleidet wesentliche Modificationen, bei denen sich aber überall eine gesetzmässige Abhängigkeit von dem Zustande der Metameren des Körpers nicht verkennen lässt. Das Vorhandensein gleichartiger Metameren (bei vielen Krustenthieren, den Myriapoden und Insectenlarven) bedingt die Gleichartigkeit der Ganglien des Bauchstranges und eine gleichmässige Folge derselben. Bei vorwiegender Ausbildung einzelner Metameren trifft sich auch eine bedeutendere Entfaltung der bezüglichen Ganglien, sowie bei Concrescenz von Metameren (höhere Crustaceen, Arachniden, Insecten), auch an dem Bauchstrange des Nervensystems eine Annäherung einzelner Ganglien-Gruppen bemerkbar ist, die nicht selten zur völligen Verschmelzung in mehrere grössere Ganglien oder zur Bildung einer einzigen grossen Bauchmarkmasse führt.

Die Ganglien der Bauchganglienkette sind ursprünglich paarig, durch eine Quercommissur verbunden, wie bei den Ringelwürmern. Durch Verkürzung dieser Quercommissuren tritt eine Annäherung und endlich eine jedoch mehr äusserliche Verschmelzung ein.

Das peripherische Nervensystem entspringt aus den durch Ganglienzellen ausgezeichneten Anschwellungen des centralen, nämlich des Gehirns und der Bauchkette. Die Nerven treten entweder unmittelbar aus dem ganglionären Abschnitte heraus, oder sie verlaufen noch eine Strecke weit mit den Längscommissuren, um erst von diesen abzugehen.

Die höheren Sinnesnerven entspringen in der Regel von dem Gehirnganglion. Das gilt vorzüglich für die Nerven der Augen und der Antennen, nicht jedoch für die mannichfaltigen Hörorgane, welche bei sehr verschiedenartiger Lagerung mit verschiedenen Nerven verbunden sein können.

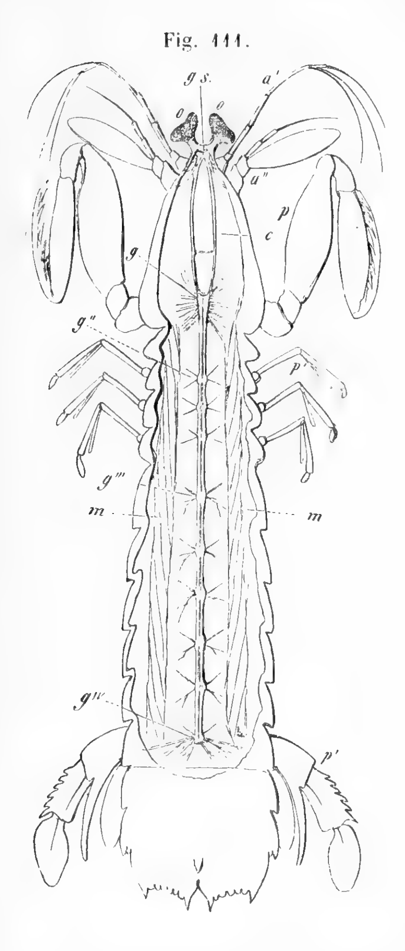
Neben den für die Muskulatur und das Integument bestimmten Nerven gibt es noch solche für die Eingeweide, von denen die Darmnerven am genauesten bekannt sind. Sie schliessen sich zum Theil an die bei den Anneliden bestehenden Einrichtungen an. Da ihrem Verlaufe eigene Ganglien eingebettet sind, stellen sie ein in gewissem Grade selbständiges Nervensystem vor, das man als »Mundmagennervensystem« bezeichnet. Ein besonderes, vorzugsweise bei den Insecten bestehendes Eingeweidenervensystem nimmt seine Wurzeln von den Ganglien des Bauchmarks, und ist als sympathisches Nervensystem bezeichnet worden.

§ 194.

Für die im vorigen § aufgeführten Erscheinungen bieten sich am Nervensystem der Crustaceen zahlreiche Beispiele dar. Die Ausbildung des Gehirnes in Abhängigkeit von der Entfaltung der Seh-

werkzeuge zeigt sich sowohl bei den Thoracostraken, wie unter den Arthrostraken bei den grossäugigen Hyperiden (Phronima), deren Sehnerven aus besonderen, übrigens auch bei den Asseln unterscheidbaren Lappen hervorgehen. Eine Sonderung der Gehirnmasse in einzelne Gangliengruppen tritt im Allgemeinen als Ausdruck höherer Differenzirung auf. Diesem Verhalten stellen sich die Rückbildungen gegenüber, welche das Gehirn bei einer Reduction oder gänzlichem Verluste der Sehorgane erleidet, womit meist auch ein Schwinden der Antennen verbunden ist. Sowohl bei den parasitischen Copepoden wie bei den Cirripedien (Fig. 112. *B. gs*) finden sich solche Zustände, denen zufolge das Gehirn in einzelnen Fällen nur durch eine Commissur repräsentirt erscheint.

Fig. 111.



Was die Bauchganglien betrifft, so ist das vorderste derselben durch eine sehr verschieden lange Commissur mit dem Gehirne in Zusammenhang. Die Länge dieses Stranges erscheint von der Lagerung des Mundes in Bezug auf die Gehirnganglien (resp. zu den Augen und Antennen) abhängig. Sehr bedeutend ist die Länge bei den Malacostraken (Fig. 111. *c*, Fig. 112. *A*), auch bei manchen niederen Krustenthieren, z. B. Cirripedien (Fig. 111. *B. c*), während bei anderen wieder eine so bedeutende Verkürzung besteht, dass Gehirn- und Bauchganglien eine einzige, vom Oesophagus durchsetzte Nervenmasse bilden (z. B. bei Corycaeïden).

Die Vertheilung der Ganglien der Bauchkette nach den einzelnen Metameren erscheint am gleichmässigsten bei den Phyllopoden, die darin am wenigsten von primitiven Verhältnissen sich entfernt haben. Der Bauchstrang wird hier aus einer grossen Anzahl von Ganglienpaaren

Fig. 111. Nervensystem von Squilla. *O* Augen. *a'* Erstes, *a''* zweites Antennenpaar. *p* Fangfüsse, mit einschlagbaren Endgliedern versehen. *p'* Ruderfüsse, das letzte Paar der fussartigen Anhänge geht in die Schwanzflossenbildung ein. *m* Muskeln. *g s* Oberes Schlundganglion. *c* Commissurstränge. *g'* Thorakalganglien. g'' g'' g^{IV} Bauchganglien.

(ca. 60 bei Apus) zusammengesetzt, die unter allmählicher Abnahme der Quer- wie der Längscommissuren sich folgen, indess bei den Daphniden entsprechend der geringeren Metamerenzahl auch nur wenige aber sonst sich ähnlich verhaltende Ganglien vorkommen.

Unter den Thoracostraken erscheinen die Ganglien des Bauchstranges zum grossen Theile gleichfalls noch discret, allein der Concrescenz vorderer Metameren zu einem mehr oder minder ausgedehnten Cephalothorax entspricht eine Verschmelzung der vorderen Ganglienmassen, die in sehr verschiedenem Maasse ausgeführt erscheint. So bilden die bei den Stomapoden (Fig. 112) die vorderen Mundfüsse wie die Raubfüsse (*p*) versorgenden Ganglien einen grösseren Complex (g'), an den eine selbständiger sich verhaltende bis zum Schwanzsegment ziehende Ganglienreihe (g'', g''', g^{IV}) sich anschliesst. Unter den langschwänzigen Decapoden scheinen in den 6 auf den Cephalothorax treffenden Ganglienpaaren gleichfalls Concrescenzen vorzuliegen, während die 6 kleineren Ganglien des Abdomens noch vollständig den Metameren entsprechen, was bei ersteren nicht der Fall ist. Weitere Verschmelzungen kommen bei einzelnen Macruren an den Brustganglien zum Vorschein (Palinurus), und bei Pagurus sind in Anpassung an die Verkümmerung des Abdomens, die Ganglien dieses Abschnittes nur durch ein einziges vorgestellt. Daran reihen sich die Brachyuren, bei denen die gesammte

Fig. 112.

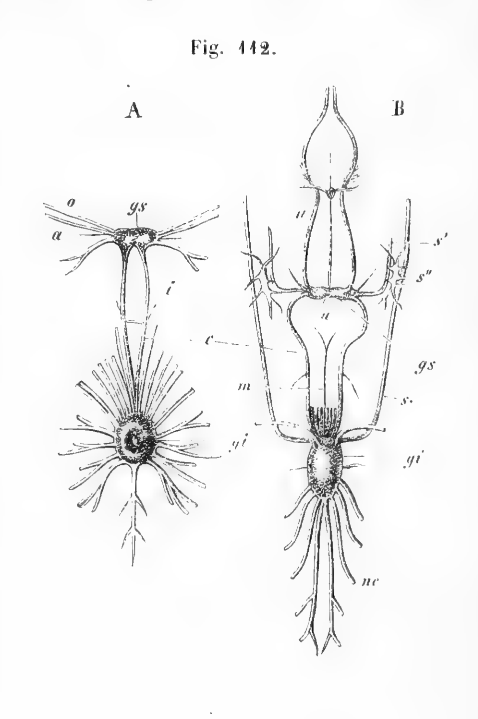


Fig. 112. *A* Nervensystem einer Krabbe (Carcinus maenas). *gs* Gehirnganglien. *o* Augen-, *a* Antennennerv. *c* Schlundcommissur. *i* Querverbindung der Schlundcommissur. *gi* Verschmolzenes Bauchmark. (Nach Milne-Edwards.) *B* Nervensystem eines Cirripeden (Coronula diadema), von der Bauchfläche gesehen. *gs*, *c*, *gi* wie in *A*. *a* Antennennerven, die sich über den Mantel vertheilen. Zwischen ihnen liegt das mit dem Gehirn verbundene »Augenganglion«. *m* Nerv zum Magen. *s* Eingeweidenerv, der sich mit einem vom vordern Theil des Schlundrings kommenden zweiten Eingeweidenerv *s'* in einem Geflechte *s''* verbindet. Aus den Bauchganglien entspringt vorne der Nerv für den ersten Rankenfuss, hinten die Nerven (*nc*) für die übrigen. (Nach Darwin.)

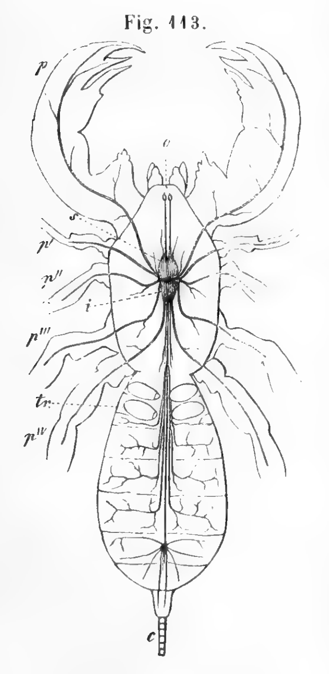
Bauchganglienkette sogar zu einem einzigen Ganglion verschmolzen erscheint (Fig. 112. *A. g. i.*).

Solche Reductionen finden sich auch in anderen Abtheilungen der Krustenthiere und sind wieder grossentheils als Anpassungen an Veränderungen der Leibesform nachweisbar. Wir treffen jene Concentration unter den Copepoden, bei denen die Calaniden eine aus 7 Ganglien gebildete Bauchkette besitzen, die bei den Corycaeïden zu einer sogar dem Gehirne angeschlossenen Masse zusammengezogen ist. Ebenso besteht bei den Cirripedien unter den Lepadiden eine Reihe von 4—5 Ganglien im Bauchstrang, den bei den Balaniden eine einzige Ganglienmasse repräsentirt (Fig. 112. *B. gi*). Unter den Arthrostraken zeigen sich ähnliche Erscheinungen, doch ist das Bestehen einer grösseren Ganglienzahl (10—12 bei Amphipoden, 7—13 bei Isopoden) die Regel.

§ 195.

Mehr noch als bei den Crustaceen treffen sich bei den Arachniden Reductionen und Verschmelzungen der Bauchganglien. Die Arachniden haben sich somit von der Urform der Gliederthiere weiter entfernt als die meisten Crustaceen. Für alle ist die enge Verbindung der Gehirnganglien mit dem Bauchmarke durch ausnehmend kurze Commissuren charakteristisch. Diese Annäherung der beiden Abschnitte des Nervensystems bedingt zuweilen eine Form, in der das gesammte Nervensystem wie durch eine einzige vom Oesophagus durchsetzte Ganglienmasse gebildet scheint.

Fig. 113.



Am reichsten ist die Gliederung des Nervensystems der Scorpione. Das wenig entwickelte Kopfganglion sendet zwei kurze Commissuren zur Bauchkette, die aus 8 Ganglien besteht. Das erste davon ist durch seine Grösse ausgezeichnet und erscheint dem einzigen grossen Ganglion im Cephalothorax der Spinnen homolog. Es gibt, wie dort, den Fussnerven den Ursprung und muss somit ebenfalls als aus mehreren verschmolzen gedacht werden. Die drei nachfolgenden Ganglien sind noch in Cephalothorax gelagert und die vier letzten, weit auseinander gerückten, treffen für die Segmente des Schwanzes.

Fig. 113. Nervensystem von Thelyphonus caudatus. s Gehirnganglion. *i* Bauchganglion. *O* Augen. *p* Palpen. p'—p^{IV} Füsse. *tr* Lungen. *c* Schwanzartiger Körperanhang. (Nach BLANCHARD.)

Bei den Galeoden und Phryniden wie bei den Araneen ist die Ganglienkette durch ein grosses Bauchganglion vertreten, welches (Fig. 113. *i*) besonders bei den Spinnen von strahliger Gestalt die Nerven der ventralen Gliedmaassen und ausserdem noch zwei ins Abdomen verlaufende, bei den Galeoden nach den Segmenten des Abdomens verzweigte Nervenstämme entsendet.

Bei allen diesen Abtheilungen gibt das meist deutlich paarige, und bei den Galeoden (Fig. 113. *s*) besonders ansehnliche Gehirnganglion die Nerven für die Augen ab, und dicht neben den Sehnerven entspringen bei den Spinnen die Nerven der Klauenfühler, deren Bedeutung als metamorphosirte Antennen damit hervortritt.

Eine vollkommene Concentration aller Centraltheile des Nervensystems zeichnet die Acarinen aus, bei denen die meist nur wenig entwickelten Gehirnganglien sogar nur durch eine Commissur vertreten sein können. Das ansehnliche, einen einzigen Knoten bildende Bauchmark zeigt noch manchmal Spuren einer Gliederung in der Vertheilung der Ganglienzellen und faserigen Elemente und schickt ringsum Nerven ab.

Auf Verminderung der Ganglienzahl in Folge einer Reduction der Körpersegmente beruht das einfache Verhalten des Nervensystemes der Pycnogoniden, deren Gehirn durch kurze Commissuren mit dem aus vier Ganglienpaaren gebildeten Bauchmarke verbunden ist.

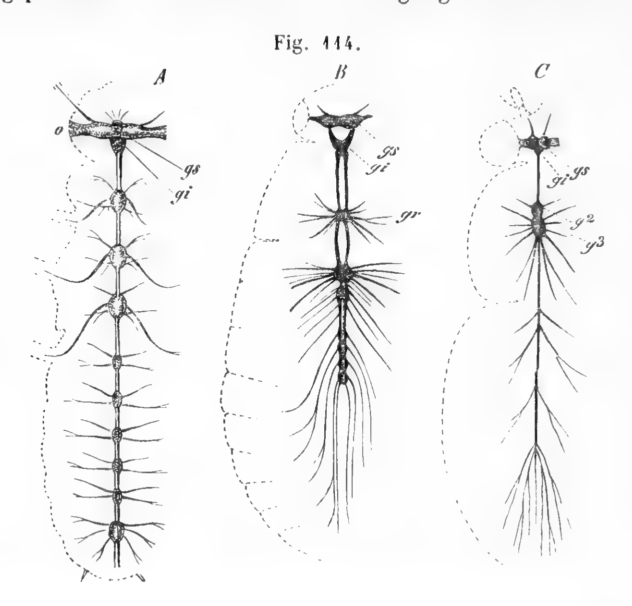
§ 196.

Einfachere Verhältnisse bietet das Nervensystem der Myriapoden, deren Bauchstrang fast vollkommen gleichartig die Länge des Körpers durchzieht, und seine Ganglien genau den Metameren entsprechend vertheilt zeigt. Das erste, die Mundgliedmaassen versorgende Ganglion zeigt zuweilen deutlich seine Zusammensetzung aus einer Gangliensumme. Die folgenden sind je nach dem Ausbildungsgrade der Gliedmaassen mehr oder minder voluminös, in regelmässigen Abständen aufgereiht, und bei den Diplopoden zu je zweien sich folgend. Unter Verkürzung der Längscommissuren stellen sie dicht gereihte Anschwellungen dar (Juliden). Eine solche zur Concrescenz leitende Näherung findet sich allgemeiner an den letzten Ganglien auch bei sonst deutlicher Trennung. Die Zahl dieser Ganglien entspricht der Metamerenzahl, und kann so bis zu 140 (Geophilus) steigen.

Bei den Insecten erscheint eine der ursprünglichen gleichartigen Gliederung des Körpers entsprechende Form im Anfange des Entwickelungsganges, und alle späteren Bildungen des Nervensystems sind aus dieser entstanden. Der Bauchstrang durchzieht mit gleichmässig von einander entfernten Ganglien in der Regel die ganze Länge des Thieres, so dass sein letztes Ganglion im letzten Körpersegmente liegt. Dies Verhalten entspricht der in diesen Stadien vorhandenen Gleichwerthig-

keit der Metameren. Der niedere Zustand des Nervensystems, wie er bei Würmern, manchen Crustaceen und den Myriapoden bleibend getroffen wird, charakterisirt also bei den Insecten eine niedere Entwickelungsperiode. Erst bei dem Uebergange des Insects aus dem

Fig. 114.



Larvenzustande in den vollkommenen treten Aenderungen auf. Die vorwiegende Ausbildung einzelner Metameren, die innige Vereinigung anderer zu grösseren einheitlichen Körperabschnitten, die bedeutendere Entfaltung der nur an wenigen Metameren fortbestehenden Gliedmaassen und die daselbst entstandene mächtigere Muskulatur, sowie zahlreiche untergeordnetere Einrichtungen, müssen mit den Umwandlungen des Nervensystems in Wechselwirkung gedacht werden. Der Verminderung der Ganglienzahl durch Verkürzung der Längscommissuren und die damit auftretende Verschmelzung einzelner Ganglien ruft eine Verkürzung des gesammten Bauchstrangs hervor. Bei der Selbständigkeit, welche der Kopf des Insects den übrigen Segmenten gegenüber behält, bleibt auch das erste in den Kopf gebettete ursprünglich aus dreien bestehende Ganglion (unteres Schlundganglion (Ganglion infraoesophageum) des Bauchmarks ausser Betheiligung bei den die übrigen Ganglien betreffenden Concrescenzen, und nur in selteneren Fällen — bei durch Parasitismus verkümmerten Insecten — findet eine Vereinigung auch dieses Ganglions mit dem übrigen Bauchmarke statt.

Fig. 114. Nervensystem von Insecten. *A* von Termes (nach Lespès). *B* eines Käfers (Dytiscus). *C* einer Fliege (nach Blanchard). *gs* Oberes Schlundganglion (Gehirnganglion). *gi* Unteres Schlundganglion. *gr* g^2 g^3 Verschmolzene Ganglien des Bauchmarks. *o* Augen.

Das Gehirnganglion (Fig. 114 *A B C gs*) zeigt fast immer deutliche Scheidung auf zwei Hälften, deren jede wieder aus einzelnen kleineren oft complicirt gebauten Ganglienmassen sich zusammensetzt. Die ursprünglich paarigen Ganglien des Bauchmarks gehen meist innige Verbindungen ein. Dagegen erhalten sich die Längscommissuren, auch bei dichter Aneinanderlagerung, doppelt. Eine Scheidung des Bauchstranges in einen oberen und unteren Abschnitt entspricht einer functionellen Differenzirung.

Das erste Ganglion des Bauchmarks entsendet Fäden für die Mundorgane. Die darauf folgenden drei im sogenannten Thorax liegenden Ganglien geben vorzugsweise die Nerven für die Gliedmaassen — Füsse und Flügel — ab, und ergeben sich demgemäss von bedeutenderer Grösse. Dagegen sind die folgenden Ganglien in der Regel unansehnlich, und nur das letzte macht eine Ausnahme, indem es entsprechend seiner Beziehung zu dem Geschlechtsapparate grösseren Umfanges ist.

Bezüglich der einzelnen Ordnungen ist hervorzuheben, dass die Pseudoneuroptera die geringsten Veränderungen darbieten. Ihr Bauchmark durchzieht die Länge des Körpers, und ausser den drei Thorakalganglien sind noch 5—9 Abdominalganglien vorhanden. (Vergl. Fig. 114. *A*.) Daran schliessen sich die Orthopteren mit 5—7 Abdominalganglien. Grosse Verschiedenheit bieten die Coleopteren dar. Bei den einen erstreckt sich das Bauchmark bis zum Ende des Abdomens, zuweilen mit 8 einzelnen Ganglien z. B. bei Cerambyciden, Carabiden u. a.), bei anderen dagegen sind nicht blos die 3 Ganglien des Brustabschnittes durch zwei dargestellt, indem das zweite und dritte verschmolzen, sondern es sind auch die abdominalen Ganglien zu einer Masse verbunden, die dem vorhergehenden Ganglion unmittelbar folgt (Curculioniden und Lamellicornier). Zwischen diesen die Extreme repräsentirenden Zuständen finden sich bei anderen Familien vielerlei Verbindungsglieder vor. Bei den Hymenopteren treffen wir meist eine Reduction der Thorakalganglien auf zwei, wogegen der abdominale Theil des Bauchstranges häufig fünf oder sechs getrennte Ganglien aufweist. Diese reduciren sich jedoch bei vielen auf 4—3, ja sogar bis auf eines. Der abdominale Theil des Bauchmarks rückt bei den Hemipteren in den Thorax und wird hier durch eine Ganglienmasse dargestellt, die mit den gleichfalls einfachen Thoracalganglien bald durch eine kürzere, bald durch eine längere Commissur verbunden ist. Die für das Abdomen bestimmten Nerven nehmen demnach einen längeren Verlauf und bilden zwei vom letzten Ganglion entspringende Längsstämme. Eine ähnliche Verschiedenheit der Ganglienzahl des Bauchmarks wie bei den Käfern und Hymenopteren herrscht bei den Dipteren, wo die Abdominalganglien bis auf 6 sich erheben, aber auch bis auf eines reducirt sein können (Fig. 114. *C*). Daran schliesst sich die völlige Verschmelzung des Bauchmarks zu einem einzigen länglichen

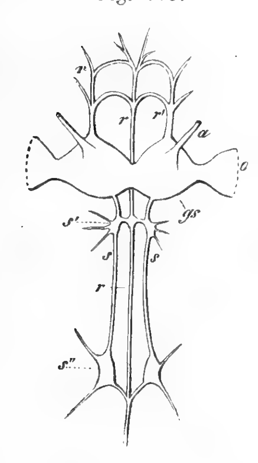
Knoten bei den schmarotzenden Pupiparen. Aehnliches bietet sich bei den Strepsipteren dar. Was die Lepidopteren betrifft, so besteht hier grössere Einförmigkeit, indem sowohl bei den Larven eine constante Ganglienzahl sich trifft, wie auch bei der Umwandlung in den Schmetterling der gleiche Modus der Verschmelzung im Wesentlichen überall zu herrschen scheint. (Vergl. Fig. 121, 122, 123. *n.*)

§ 197.

Das Eingeweidenervensystem der Arthropoden lässt in der grossen Mannichfaltigkeit der einzelnen Bildungen doch manche gemeinsame Einrichtungen wahrnehmen. Unter den Crustaceen sind es von der Schlundcommissur zum Darme tretende Nervenfädchen, die dort meist unter Ganglienbildung verschmelzen, oder es ist das Bauchmark, von dem ein Nerv zum Darmcanal tritt. (Bei Astacus aus dem letzten Ganglion des Bauchmarks.)

Auch bei den Arachniden ist es nur theilweise erkannt. Vom Gehirn ausgehende Nerven treten auf den Oesophogus, und bilden zuweilen dort ein Ganglion, und von Bauchganglien der Spinnen und Opilioniden ausgehende Nerven verlaufen auf den hinteren Theil des Darmes, sowie zu den Geschlechtsorganen, bei Opilioniden mit zahlreichen Ganglien ausgestattet.

Fig. 115.



Bei den Insecten und Myriapoden zerfällt das Eingeweidenervensystem in mehrere Abschnitte. Der eine bildet das sogenannte paarige System, welches aus zwei vom Gehirnganglion nach hinten zur Seite des Oesophagus verlaufenden Stämmchen besteht, durch die jederseits eine einfache Ganglienkette (Fig. 115. *s′ s″*) gebildet wird. Die Zahl dieser Ganglien wechselt, und es ist wegen ihrer plexusartigen Verbindung mit dem unpaarigen Systeme oft schwer zu entscheiden, welche davon dem einen oder dem anderen Systeme angehören. Das unpaarige System (Fig. 115. *r r′*) hat seinen Ursprung in einem vor dem Kopfganglion (Gehirn) liegenden Ganglion, welches mit letzterem in ein- oder mehrfacher Verbindung steht. Von erwähntem Ganglion aus verläuft ein stärkerer Nerv (*r*) rückwärts über den Oesophagus bis zum Magen herab und bildet mit den Zweigen des paarigen Abschnittes ein

Fig. 115. Oberes Schlundganglion nebst Eingeweidenervensystem eines Schmetterlings (Bombyx Mori). *g s* Oberes Schlundganglion (Gehirn). *a* Fühlernerv. *o* Sehnerv. *r* Unpaarer Stamm des Eingeweidenervensystems. *r′* Dessen Wurzeln aus dem oberen Schlundganglion. *s* Paariger Nerv mit seinen Ganglienanschwellungen *s′ s″*. (Nach Brandt.)

Geflechte, aus dem die benachbarten Theile, vorzüglich jene des Verdauungsapparates, versorgt werden. In manchen Insecten bildet jener Nerv (N. recurrens) ein einziges Ganglion (Käfer und Orthopteren), bei anderen mehrere (Schmetterlinge).

Mit diesen Geflechten steht noch ein anderes System von Nervenstämmchen in Verbindung, welches vorzüglich für die grösseren Tracheenäste und die Muskulatur der Stigmen bestimmt ist. Diese Einrichtung kommt durch ein auf der Oberfläche der Bauchkette verlaufendes Nervenfädchen zu Stande, welches sich vor jedem Ganglion gabelförmig in zwei Aeste spaltet (Nervi transversi accessorii). Die Aeste nehmen von dem oberen Strange der Bauchkette Nervenzweige auf und verlaufen theilweise nach aussen zu den Tracheenstämmen und der Muskulatur der Stigmen, theilweise nach hinten, wo sie dann in der Mitte zusammentreffen, um am nächsten Ganglion wieder in gleicher Weise sich zu verhalten.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 198.

Die Sinnesorgane der Arthropoden schliessen sich grösstentheils an jene der Würmer an. Nur wenige lassen keine solche Verbindung erkennen und sind als erst innerhalb dieser Abtheilung zu Stande gekommene Einrichtungen anzusehen. Die panzerartige Körperdecke der meisten Arthropoden ruft zur Vermittelung der Tastempfindung besondere Apparate hervor, deren Formelemente mit Ganglienzellen verbundene stäbchenförmige Nervenendigungen vorstellen.

An den verschiedensten Stellen des Körpers verbreitet, bilden diese Endorgane indifferente Sinneswerkzeuge, die an bestimmten Theilen sich zu Tastapparaten gestalten. Vergl. Fig. 116. Solche Organe sind im Allgemeinen vorzüglich auf Fortsatzbildungen des Körpers vertheilt, und lassen dort stäbchenförmig vorragende Endigungen erkennen (Leydig). Die Gliedmaassen, und von diesen wieder die Antennen sind im Allgemeinen der vorzugsweise Sitz dieser Organisation.

Fig. 116.

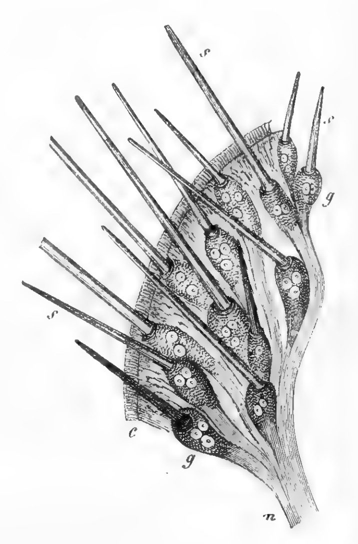


Fig. 116. Nervenendigung mit Taststäbchen vom Rüssel einer Fliege. *n* Nerv. *g* Ganglionäre Anschwellung. *s* Taststäbchen. *c* Feine Härchen der Cuticula. (Nach Leydig.)

In der Abtheilung der Crustaceen sind diese Taststäbchen in grosser Verbreitung erkannt worden, und zwar nicht blos an Antennen, besonders der niedern Crustaceen, sondern ebenso auch an andern Anhangsgebilden des Körpers. Bei Myriapoden und Insecten sind Taststäbchen an den Antennen, bei den letzteren auch an den Tarsalgliedern der Füsse anzutreffen. Ausser diesen Taststäbchen finden sich an den Antennen von Krustenthieren und Insecten noch besondere den Taststäbchen ähnliche Gebilde, zuweilen von bedeutender Ausdehnung vor, die auf dieselbe Weise wie die Taststäbchen mit Nerven versorgt werden. Bei den Crustaceen finden sie sich nur an dem inneren (vordern) Antennenpaare. Bei den Insecten sind sie weit kürzer und von konischer Gestalt. Die Localitäten ihres Vorkommens, sowie der Umstand, dass sie von längeren indifferenten Borsten überragt werden, oder in Vertiefungen sitzen, macht es wahrscheinlich, dass diesen Organen eine andere Verrichtung zukommt, und es liegt nahe, an die Geruchswahrnehmung zu denken, oder doch an eine dieser nahe stehende Empfindung. Somit würden also die Antennen durch Differenzirung besonderer Nervenendigungen eine mehrfache Function verrichten, und nicht blos dem Tastsinne vorstehen.

Hörorgane.

§ 199.

Hörorgane sind bei den Arthropoden nur in beschränkter Weise bekannt geworden, indem man bei den Myriapoden und Arachniden jede Spur davon vermisste, bei Krustenthieren und Insecten dagegen nur in einigen Abtheilungen solche Organe nachweisen konnte, die zur Schallempfindung geeignet erscheinen.

Es sind vorzüglich zwei Organformen, welche sich streng nach dem Medium, in dem die Thiere leben, vertheilen. Die eine Form findet sich bei Krustenthieren und besteht aus einem sackartigen, durch eine Einstülpung des Integumentes gebildeten Raume, der bald offen bleibt, bald sich schliesst. Durch den Zusammenhang mit dem Integumente sind diese Vorrichtungen von den Hörorganen anderer wirbelloser Thiere verschieden. Diese Hörblasen liegen bei den meisten höhern Krustenthieren am Basalgliede der inneren Antennen. So bei Leucifer, Sergestes und anderen Malacostraken. Sie können auch an anderen Körpertheilen vorkommen. So liegen sie bei den Mysiden in den beiden inneren Lamellen des Schwanzfächers. In den Hörblasen finden sich feste Gebilde vor, Otolithen, welche bei den geschlossenen Hörblasen (bei Mysis und Hippolyta) aus einem Concremente bestehen, welches von feinen, in regelmässiger Weise angeordneten Härchen (*a*) festgehalten wird. Bei den offenen, unter den Decapoden sehr verbreiteten, aber auch den Scheerenasseln (Tanais) zukommenden Hörblasen finden

sich manche Complicationen in der Ausmündung. Die Stelle der Otolithen wird hier durch von aussen eingebrachte Sandkörnchen vertreten, welche von bestimmten von der Hörblasenwand entspringenden Haaren in regelmässiger Weise befestigt werden. (HENSEN.) Diese sind andern Haaren des Integumentes ähnlich, aber dadurch ausgezeichnet, dass ihr Schaft nur indirect mit dem Boden der Hörblase verbunden ist, indem er grössentheils auf einem zarten membranösen Vorsprunge steht, zu welchem Endigungen von Nerven treten. Sie stimmen dadurch mit den stäbchenförmigen Fortsätzen überein, welche bei den Mysiden den Otolithen tragen, denn auch zu diesen tritt der Nerv. Der Hörnerv ist bei den Vorgenannten ein Zweig der innern Antennenerven, wo die Hörblase der inneren Antenne eingebettet ist. Beide Gebilde stellen somit Endapparate von Nerven vor, welche durch Erschütterungen des von ihnen getragenen festen Körpers (Otolithen) in Schwingungen versetzt werden, und dadurch eine Nervenerregung vermitteln.

Die Gesammteinrichtung dieser merkwürdigen Apparate lehrt uns, wie die Hörorgane aus einer Differenzirung indifferenter, mit dem Integumente verknüpfter Empfindungsorgane hervorgehen. Die Hörhaare sind nur Modificationen anderer, Nervenendigungen bergender »Haare« des Integuments, wie sie auch an freien Körperstellen vorkommen können (Taststäbchen). Die Bildung der ungeschlossenen Hörblasen oder der »Hörgruben« repräsentirt dann eine zweite Stufe jener Differenzirung, und in der Umwandlung in eine geschlossene Blase ist für diese Erscheinung ein weiteres Stadium ausgedrückt.

§ 200.

Die andere Form von Hörorganen besteht bei Insecten, wo sie allerdings nur bei einer kleinern Anzahl nachgewiesen ist. Vorzüglich sind es die auch mit Stimmorganen begabten Orthopteren, die ein Organ zur Aufnahme von Schalleindrücken erkennen lassen. Die allgemeine Einrichtung besteht in einer trommelfellartig an einem festen Chitinring ausgespannten Membran, mit der einen Fläche nach aussen, mit der anderen nach innen gekehrt. An der Innenfläche lagert eine Tracheenblase, und auf dieser oder auch zwischen ihr und dem »Tympanum« findet eine ganglionäre Nervenausbreitung statt, von welcher eigenthümlich modificirte Nervenendigungen in Gestalt von kleinen keulenförmigen Stäbchen mittelst feiner Fäden entspringen. Sowohl das Tympanum als die Tracheenblasen dienen als schallleitende Organe. Die percipirenden Organe werden durch die in bestimmter Anordnung gelagerten Nervenendigungen vorgestellt. Bei den Acridiern liegt das Organ im Metathorax dicht über der Basis des dritten Fusspaares und empfängt seinen Nerv vom dritten Brustganglion. Die Locustiden und Achetiden besitzen das Organ in den Schienen der beiden Vorderfüsse verborgen. Bei den ersteren liegt auf beiden Seiten des genannten

Fusses ein Tympanum, entweder oberflächlich oder im Grunde einer Höhlung, die vorne mit einer einzigen Oeffnung ausmündet. Den Raum zwischen beiden Tympanis nehmen zwei Tracheenstämme ein, von denen einer den Nervenendapparat in Gestalt einer Leiste trägt. Bei Locusta wird diese Hörleiste von einer Reihe gegen das eine Ende zu allmählich kleiner werdender Zellen gebildet, deren jede ein entsprechend grosses »Stäbchen« umschliesst. An der äussern Seite der Vorderbeinschienen liegt das Typanum der Achetiden.

An diese in ihrem ganzen Baue als Hörwerkzeuge sich darstellenden Organe reihen sich andere, deren Natur minder sicher bestimmt ist; doch lässt das Vorkommen derselben stiftartigen Körper als Endigungen von Nerven diese Organe wenigstens den Hörapparaten beizählen, sowie auch in der ganglionären Ausbreitung der bezüglichen Nerven längs eines Tracheenstammes eine Verwandtschaft ausgesprochen ist. Die Nervenenden richten sich gegen das Integument, dessen Chitinschichte anstatt eines Tympanums stets dichte Gruppen von feinen Porencanälen besitzt. Solche Organe sind bis jetzt in der Wurzel der Hinterflügel von Käfern, sowie an der Schwingkolbenbasis von Dipteren nachgewiesen.

Beide Formen von Gehörorganen der Arthropoden sind zwar im Einzelnen ihrer Ausführung von einander bedeutend verschieden, allein es besteht dennoch ein Zusammenhang, indem in beiden Fällen die chitinogene Zellenschichte die Trägerin abgibt für die eigenthümlichen Endorgane, welche bei den Crustaceen mit Fortsätzen des Integuments, den Hörhärchen, in Verbindung treten, indess sie bei den Insecten, zu jenen Stiftchen umgebildet und damit in anderer Richtung differenzirt, innerhalb des Hautskelets und ohne Beziehungen zu Fortsätzen desselben verharren. Aus der Verschiedenheit der Localität dieser Organe geht der Mangel einer Homologie derselben hervor, aber auch ein neuer Beweis für die Entstehung complicirterer Organe aus einer allgemein im Integumente verbreiteten Anlage.

Sehorgane.

§ 201.

Die Sehwerkzeuge der Arthropoden erscheinen theils in derselben Beschaffenheit wie bei den Würmern, theils stellen sie weiter vorgeschrittene Bildungen vor, die sich aus wesentlich denselben aus dem Integumente (Ectoderm) hervorgehenden Elementen zusammensetzen. Wie bei den Würmern ist die Lage der Augen am Kopfe; nur ganz selten tragen auch andere Körpertheile Sehorgane, z. B. bei manchen Krebsen (Euphausia). Wir unterscheiden am Auge den percipirenden theilweise von Pigment umgebenen Apparat, dann als äussere Umhüllung einen häufig zu einem lichtbrechenden Organe modificirten Theil des Integumentes.

Der percipirende Apparat besteht wieder aus stäbchenartigen Gebilden, die in Form einer Keule, eines Kegels oder eines mehrseitigen Prisma's sich darstellen (Fig. 117. *C r*) und mit den Endfasern des Sehnerven in Zusammenhang stehen. Sie erscheinen dadurch als Endapparate. Die Beschaffenheit dieser »Krystallstäbchen« ist an den einzelnen Abschnitten verschieden. Am vorderen freien, der Aussenwelt zugewendeten Ende erscheinen sie stark lichtbrechend, und gegen ihr inneres centrales Ende nehmen sie allmählich die Eigenschaften der Nervenfaser an. Der Zusammenhang des centralen Theiles mit dem peripherischen wird jedoch sehr verschieden aufgefasst. Ausserdem finden sich an und in ihnen noch manche andere Differenzirungen vor. Eine körnige Pigmentschichte bildet fast immer die äussere Hülle, welche scheidenförmig die Stäbchen umfasst und nur das vordere, in der Regel gewölbte Ende des Krystallkegels frei lässt.

Ein besonderes lichtbrechendes Organ wird durch das Integument gebildet. Dasselbe geht in allen Fällen pigmentfrei über das Auge hinweg, ist daher hell und durchscheinend, so dass es die Stelle einer »Cornea« vertritt. In vielen Fällen zeigt diese Schichte eine beträchtliche nach innen convexe Verdickung, wodurch sie zum lichtbrechenden Organe wird, und dies in höherem Grade in jenen Fällen, wo sie auch nach aussen sich hervorwölbend, einer Linse ähnlicher gestaltet erscheint. Möglich ist, dass die lichtbrechende Eigenschaft des peripherischen Endes der Krystallstäbchen hier gleichfalls in Betracht kommt.

Als Accomodationsapparat sind sowohl bei Krustenthieren als Insecten beobachtete Muskelfasern zu deuten, welche längs der Krystallstäbchen verlaufend, ohne Zweifel auf letztere einwirken können.

Aus den verschiedenen Graden der Betheiligung der vorerwähnten Gebilde an der Zusammensetzung eines Auges entstehen mannichfaltige Combinationen, aus welchen ich die Hauptformen hervorhebe:

I. Augen ohne lichtbrechende Cornea.

1) Einfaches Auge. Jedes Auge wird nur von Einem Krystallstäbchen gebildet, welches in eine Pigmentmasse eingesenkt und immer vom Integumente sich entfernt hat. Zwei solcher meist unmittelbar dem Gehirne aufsitzender Augen sind für die Larven (Naupliusform) der Entomostraken charakteristisch und kommen auch noch mit complicirteren Sehorganen vor.

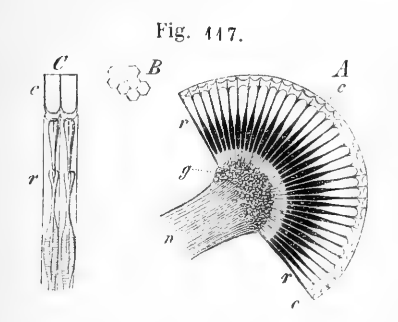
2) Zusammengesetztes Auge. Mehrere Krystallstäbchen treten zur Bildung eines Auges zusammen, ohne dass das über das Auge wegziehende Integument Verbindungen mit diesem eingeht, oder direct sich am Sehapparate betheiligt. Niedere Crustaceen bieten diese Augenform dar, die ebenfalls bei Würmern (Sagitta) ihr Vorbild hat.

II. Augen mit Cornea.

1) Einfaches Auge. Der percipirende Apparat wird nur durch ein einziges, meist beträchtlich grosses Krystallstäbchen vorgestellt, vor welchem ein entsprechender Abschnitt der Cuticularschichte des Integumentes eine linsenartige Bildung eingeht. (Corycäiden.)

2) Zusammengesetztes Auge.

a. Mit einfacher Cornea. Mehrere Krystallstäbchen vereinigen sich zu einem Sehorgane, welches von einer linsenförmig gewölbten Cornea überzogen wird. Die letztere ist dem gesammten percipirenden Apparate gemeinsam. (Arachniden.)



b. Mit mehrfacher Cornea. Meist zahlreiche, um die ganglionäre Sehnervenanschwellung radiär geordnete Krystallstäbchen (Fig. 117. *Ar*) sind zu einem oberflächlich gewölbten Sehorgane vereinigt, über welchem die Chitinhülle den einzelnen Krystallstäbchen entsprechende Facetten bildet (*B*), die nach innen convex vorspringend (*Cc*), für jedes Krystallstäbchen ein lichtbrechendes Organ herstellen. (Facettirtes Auge der Krustenthiere und Insecten.) Die Facettirung ist entweder nur innerhalb bemerkbar, und die Oberfläche des Auges erscheint glatt (Crustaceen), oder sie drückt sich auch auf der Oberfläche aus.

Bei diesen zusammengesetzten Augen muss jedes einzelne Krystallstäbchen einem einfachen Auge (II. 1.) analog gelten, und in gleicher Weise verhalten sich auch die Theile des sub I. 2 beschriebenen Auges zu dem gänzlich einfachen Auge I. 1. Die zusammengesetzten Augen erscheinen somit als Aggregate der einfachen. Die Zahl der bei Bildung eines zusammengesetzten Auges concurrirenden Krystallstäbchen ist äusserst verschieden, von zweien an bis zu mehreren Tausenden variirend. Bei allen zusammengesetzten Augen bildet der Sehnerv vor seinem Eintritte ins Auge ein Ganglion (Fig. 117. *A g*), welches mit dem hinteren Ende der Stäbchen so enge verbunden ist, dass diese wie in das Ganglion eingesenkt sich ausnehmen. Indem die eine oder die andere Art dieser Sehwerkzeuge für sich allein vorkommt, oder neben einer andern besteht, ergeben sich für den Sehapparat der einzelnen

Fig. 117. *A* Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Arthropodenauge. *n* Sehnerv. *g* Ganglienanschwellung desselben. *r* Krystallstäbchen aus dem Ganglion hervortretend. *c* Facettirte Cornea, vom Integument gebildet, wobei jede Facette durch Convexität nach innen als lichtbrechendes Organ (Linse) erscheint. *B* Einige Hornhautfacetten von der Fläche gesehen. *C* Krystallstäbchen (*r*) mit den entsprechenden Cornealinsen (*c*) aus dem Auge eines Käfers.

Arthropoden-Abtheilungen mannichfache Verschiedenheiten. Nicht geringere Eigenthümlichkeiten entstehen durch die Umbildungen der Sehorgane; gewisse Formen herrschen in den ersten Entwickelungszuständen, um später nach dem Auftreten anderer, höher differenzirter Sehorgane zu schwinden, oder in rudimentärer Gestalt fortzubestehen.

§ 202.

Die zuerst erwähnte einfache Augenform herrscht bei den Entomostraken. Beide Augen sind dicht aneinander gerückt, durch das zusammenhängende Pigment zu Einem Organe verschmolzen; wo sie nicht dem Gehirn selbst aufsitzen, trägt sie ein von diesem ausgehender medianer Fortsatz. Die Cirripedien und Rhizocephalen besitzen sie während des Larvenzustandes und verlieren sie später. Sie finden sich ferner bei den Copepoden, Ostracoden und Branchiopoden. Bei vielen frei lebenden Copepoden ist das Auge bald mehr, bald minder deutlich in zwei geschieden. Das Vorkommen mehrerer Krystallstäbchen in jedem Auge bildet einen Uebergang zur zusammengesetzten Augenform, und indem sich das über dem einfachen Augenpaar befindliche Integument in zwei den Krystallstäbchen entsprechende Facetten verdickt, knüpft sich schon hier die Bildung von Cornealinsen an.

Neben dem medianen, zuweilen durch einen blossen Pigmentfleck dargestellten Auge besitzen die Cladocera und Phyllopoden noch zwei zusammengesetzte Augen, welche bei (Fig. 119. *oc*) den ersteren in verschiedenem Grade untereinander verschmolzen sind und von besondern Muskeln bewegt werden.

Durch die Beweglichkeit und die unmittelbare Lagerung unter dem Chitinpanzer bilden die Augen der Branchiopoden Uebergänge zu jenen, wo der Chitinpanzer sich am optischen Apparate unmittelbarer betheiligt. Auch bietet die Einlagerung des Auges in einen stielartigen Fortsatz (Artemia und Branchipus) eine Anknüpfung an die stieläugigen Malacostraken dar. Eine Facettirung der vom Chitinpanzer gebildeten Cornea ist nur an der Innenfläche bemerkbar. Sie fehlt den gleichfalls zusammengesetzten Augen der Lämodipoden, dagegen sind die aus Haufen oder Gruppen von Einzelaugen dargestellten Sehorgane der Asseln mit Cornealinsen ausgestattet.

Aus zahlreichen Krystallstäbchen zusammengesetzte Augen mit facettirtem Ueberzuge besitzen die Thoracostraken (Podophthalmata), bei denen jedes Auge von einem durch Muskeln beweglichen, vor den Antennen eingelenkten Stiele getragen wird; damit erreichen die seitlichen Augen ihre höchste Entfaltung und der in den niedern Ableitungen der Krustenthiere noch fungirende mittlere Theil des primitiven Sehapparates (das Entomostrakenauge), ist entweder nur in Larvenzuständen vorhanden, oder entwickelt sich gar nicht mehr. Gegenüber der grossen Mannichfaltigkeit, welche Zusammensetzung und Anordnung der Seh-

organe bei den Crustaceen bietet, trifft sich bei den Tracheaten ein gleichartigeres Verhalten.

Die Augen der Myriapoden schliessen sich an die der Isopoden an. Ihre jederseits am Kopfe in einer oder zwei Reihen angeordneten einfachen Augen zeigen wechselnde Zahlenverhältnisse (4—8).

Bei den Arachniden herrscht die Form der zusammengesetzten Augen mit einfacher Hornhaut, die eine nach aussen wie innen gewölbte Linse (Fig. 118. *L*) vorstellt. Ausgezeichnet sind die Augen der Araneen durch die entwickelte Pigmentschichte (*p*), welche sich theils zwischen den Krystallstäbchen verbreitet, theils sich seitlich bis an die Cornealinse fortsetzt und dort sogar einen irisähnlichen Ring bildet. In diesen sind circuläre Muskelfasern eingebettet, welche eine Verengerung des Pigmentringes bewerkstelligen. Bei vielen Spinnen zeigt das Auge in seinem Inneren einen lebhaften Metallglanz, der durch eine den Augengrund überziehende Körnerschichte (Tapetum) bewirkt wird.

Fig. 118.

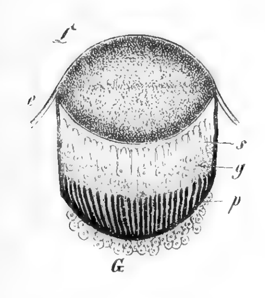


Fig. 118. Auge einer Spinne. *L* Cornea-Linse von der Chitinschichte (*e*) des Integumentes gebildet. *s* Krystallstäbchen. *g* Ganglienzellen. *p* Pigment. (Nach Leydig.)

Sowohl in Lage als in Zahl dieser Augen ergeben sich manche Eigenthümlichkeiten. Zwei grosse Augen sind bei den Scorpionen einander sehr nahe gerückt, und jederseits lagert noch eine Gruppe (2—5) kleinerer Augen. Bei den Spinnen und Phryniden finden sich in der Regel 8, seltener 6 Augen am Vordertheile des Cephalothorax symmetrisch vertheilt, meist auch an Grösse verschieden, während die Opilioniden an derselben Stelle nur drei oder vier tragen, von denen die grösseren auf einer Erhabenheit des Cephalothorax stehen. Auch bei den Pycnogoniden nehmen vier Augen eine ähnliche Stelle ein. Dagegen reduciren sie sich bei vielen Milben auf zwei, ebenso bei den Tardigraden, und sind bei manchen parasitischen Milben vollständig verschwunden.

Die Sehorgane der Insecten müssen ihrer Structur nach in zwei Gruppen gesondert werden, die eine bilden die facettirten Augen, welche meist durch ihre Grösse ausgezeichnet an der Seite des Kopfes stehen, die andere wird durch sogenannte Nebenaugen (Ocelli, Stemmata, Punctaugen) dargestellt. Letztere stellen bei den meisten Larven die einzigen Sehorgane vor, in verschiedener Zahl seitlich am Kopfe angebracht. Bei grösserer Anzahl trifft man sie in Gruppen vertheilt, oder in regelmässige Reihen geordnet. Jedes dieser Augen besteht nur aus einem oder einer geringen Anzahl Krystallstäbchen, über welchen das Integument eine Cornea-Linse bildet. Bei manchen

Insecten persistirt diese Form der Sehorgane; so sind sie nur zu zweien vorhanden als eine Eigenthümlichkeit durch Parasitismus rückgebildeter Hemipteren (Pediculiden, Cocciden etc.) Eine andere Form dieser einfacheren Augen findet sich bei vielen Insecten mit den zusammengesetzten; sie sind zwischen diesen meist zu zweien oder dreien auf der Stirnfläche angebracht und unterscheiden sich von den vorhin erwähnten durch die Zusammensetzung aus einer grösseren Anzahl Krystallstäbchen, welche wie am Arachnidenauge, eine einfache Cornealinse überdeckt.

Die facettirten Augen kommen mit den gleichen, schon bei den Crustaceen näher beschriebenen überein, mannichfaltige Zustände des Volums und der Lagerung darbietend.

Excretionsorgane.

§ 203.

Zu dem aus dem Integumente gesonderten Drüsenapparat, dessen mannichfaltige Gebilde grossentheils bereits oben (§ 191) Erwähnung fanden, gehören noch Organe, welche durch grosse Verbreitung unter den Crustaceen als ererbte erscheinen und nähere Beziehungen dieser Abtheilung zu den Würmern vermitteln.

Das eine besteht aus einem gewundenen, unter dem Integumente des Kopfes gelegenen Schlauche, der an der Basis des zweiten (äusseren) Antennenpaares ausmündet. Bei den Entomostraken ist dieses Organ auf das Larvenleben beschränkt, und da in den meisten Abtheilungen nachgewiesen. Vielleicht erhält es sich jedoch bei den Cirripedien in den sogenannten »Cementdrüsen«, welche bei den Lepadiden im Stiele lagern und am untern Stielende münden, bei den Balaniden zu einem in vieler Beziehung der genaueren Untersuchung bedürfenden Drüsencomplexe umgestaltet sind. Persistent ist das Organ bei den Podophthalmen, als »grüne Drüse« beim Flusskrebs bekannt.

Ein zweites hieher gehöriges Drüsenorgan besteht gleichfalls bei den Entomostraken, fehlt aber den höheren Krustenthieren. Es liegt in der mantelartigen Duplicatur des Integumentes als ein mehrfach schleifenförmiger, heller Canal, der unter dem Mantel ausmündet (vergl. Fig. 119 *g*). Durch die Lagerung unter der Schale wird das Organ als Schalendrüse bezeichnet.

Es bestehen demnach bei den Krustenthieren zweierlei schleifenförmige Drüsenorgane, deren Homodynamie jedoch zweifelhaft erscheint. Das zweite Organ dürfte den schleifenförmigen Excretionsorganen der Würmer homolog sein, und so von einer gemeinsamen Stammform her sich fortgesetzt haben, mit Aufgabe seiner metameren Bedeutung.

Diese in ihren functionellen Beziehungen noch nicht sicher zu beurtheilenden Organe, von denen nur die grüne Drüse bestimmter als

nierenartiges Excretionsorgan sich darstellt, werden bei den Tracheaten vermisst. Die Function der Excretion wird hier von Organen übernommen, welche aus dem Darmrohr sich sondern und daher mit diesen ihre anatomische Darstellung finden müssen.

Darmcanal.

§ 204.

Die Sonderung des Darmcanals der Arthropoden schliesst sich zwar im Allgemeinen an die bei Würmern sich treffenden Verhältnisse an, allein es bestehen durch die grössere Vollständigkeit der während des embryonalen Lebens erlangten, durch reicheres, dem Eie zugetheiltes Dottermaterial bedingten Ausbildung mancherlei Eigenthümlichkeiten, welche als Anpassungen an jenes Verhalten erklärbar sind. Diesen Verhältnissen entsprechend umschliesst das Entoderm das bei der ersten Differenzirung nicht verbrauchte Dottermaterial, welches mit der allmählichen Weiterentwickelung resorbirt wird. Mund und After entstehen durch secundäre Vorgänge. Mit der vollständigen Differenzirung der Darmwand trifft sich der Nahrungscanal als ein die Länge der Leibeshöhle durchsetzender, seltener auch Anpassungen an die Metameren des Leibes bietendes Rohr, das mit der ventral am Kopf gelegenen Mundöffnung beginnt und zu der in der Regel im letzten Metamer gelagerten Afteröffnung hinzieht. Der äussere Chitinüberzug des Leibes setzt sich auch in den Darmcanal fort. Um die Mundöffnung gruppiren sich die zu Kauwerkzeugen und anderen Apparaten umgewandelten Gliedmaassen (s. §§ 183. 187), wozu noch ein vom Integumente gebildeter Vorsprung als Oberlippe tritt.

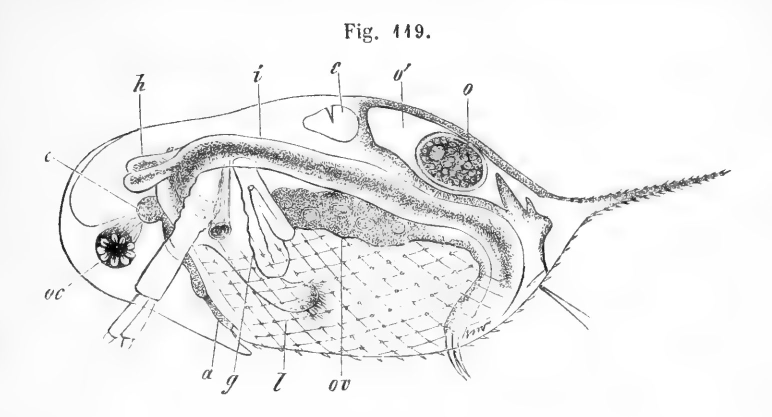
Die drei bei den Würmern unterschiedenen Abschnitte des Darmrohrs sind auch bei den Arthropoden nachweisbar, und erscheinen in zahlreichen durch Anpassungen an das Nahrungsmaterial verständlichen Modificationen.

§ 205.

Der Darmcanal der Crustaceen ist sowohl durch seinen geraden Verlauf, wie durch die geringe Complication seiner Abschnitte ausgezeichnet. Die Mundöffnung befindet sich in ventraler Lagerung häufig weit nach hinten gerückt, so dass der von ihr beginnende Munddarm erst eine Strecke nach vorne verläuft, um mit knieförmiger Umbiegung sich rückwärts zu wenden. Der Endabschnitt des in der Regel engen, als Schlund oder auch als Speiseröhre bezeichneten Munddarms stellt einen meist erweiterten Theil des Darmrohrs vor, der sich vom folgenden Stücke, dem Mitteldarm, scharf absetzt und bei vielen einen zapfenartig in letzteren einragenden Vorsprung bildet. Die Wandungen dieses Abschnittes sind gewöhnlich stärker, und die Innenfläche ist

häufig durch ein festes Chitingerüste ausgezeichnet, welches zahnartig gegeneinander gerichtete und durch Muskeln bewegliche Vorsprünge darbietet, die als Leisten, Zacken, Stacheln, Borsten von grosser Complication erscheinen und aus der den Tractus intestinalis zum

Fig. 119.



grossen Theil auskleidenden Chitinhaut hervorgehen. Sie bilden einen zur Zerkleinerung der Ingesta dienenden Apparat, daher dieser Abschnitt als Kaumagen bezeichnet wird. In der Regel ist der Kaumagen beträchtlichen Umfangs und erhält durch sein festes Gerüste eine regelmässige Gestalt. Am ansehnlichsten ist er bei den Decapoden entwickelt (Fig. 109. *v*). Bei den Entomostraken ist er wenig oder gar nicht ausgebildet, dagegen besitzen unter den Arthrostraken die Isopoden in dem kleinen Kaumagen ein ziemlich complicirtes Gerüste, von welchem auch bei Amphipoden (Gammarus) Andeutungen bestehen.

Der Mitteldarm (Fig. 119. *i*) bildet den an Länge beträchtlichsten Theil des Darmrohrs, in welchen meist ansehnliche Anhangsdrüsen einmünden (Fig. 119. *h*), sowie an ihm auch in Beziehung auf die Weite und die Bildung von blindsackartigen Ausbuchtungen eine grosse Mannichfaltigkeit besteht. In manchen Fällen ist er von gleichmässigem Caliber, in anderen erscheint er vorne oder in der Mitte etwas erweitert (»Chylusmagen«), oder die Erweiterung ist über den gesammten Mitteldarm ausgedehnt (»Chylusdarm« der Isopoden).

Am Beginne des Mitteldarms finden sich bei Crustaceen aller Ordnungen blindsackartige Ausbuchtungen vor. Sie entstehen als paarige, selten unpaare Cöca (Fig. 126. *h*). Unter den Copepoden, nur in wenigen Gattungen vorhanden, sind sie bei den Branchiopoden verbreiteter, bald als ein einfaches Paar kurzer Blindschläuche (Fig. 119. *h*)

Fig. 119. Organisation einer Daphnia. *a* Tastantenne. *gs* Gehirn. *oc* Auge. *i* Darmcanal (Mitteldarm). *h* Blindschläuche am Anfang desselben. *g* Schalendrüse. *c* Herz. *l* Oberlippe. *ov* Eierstock. *o* Ein Ei in dem zwischen Körper und Mantel gebildeten Brutraume *o'* befindlich. (Nach Leydig.)

auftretend (Daphniden), bald reicher verästelt (Argulus, Hedessa), oder in grösserer Anzahl vom Darme ausgehend und am Ende in drüsige Bildungen differenzirt (Apus). Dieselbe Erscheinung der Umwandlung von genau an derselben Stelle gelagerten Darmcöcis in secretorische Apparate treffen wir bei den Malacostraken. Die niederen Abtheilungen derselben (Schizopoden) bieten jene Anhänge als einfache, meist zu mehreren Paaren geordnete Blinddärme. So treten sie auch bei den Phyllosomen auf, und haben hier die aus einem Blinddarmpaare hervorgehende allmähliche Verästelung erkennen lassen. Aus ihnen gehen bei den höheren Malacostraken entschieden drüsige Bildungen hervor, die wahrscheinlich als »Leber« fungiren (s. unten § 209).

Der Enddarm bildet den kürzesten, meist engeren Abschnitt des Tractus intestinalis. Seltener ist er in seiner Mitte erweitert, und nur bei wenigen mit blinddarmartigen Anhängen versehen.

Die Function des Darmcanals beschränkt sich nicht bei allen Crustaceen auf die Verdauung. Bei einigen (Astacus, Limnadia, Daphnia) ist am Enddarme fast rhythmisch erfolgendes Aufnehmen und Ausstossen von Wasser beobachtet worden, so dass diesem Abschnitt noch eine respiratorische Thätigkeit zuzukommen scheint.

Bei manchen niederen Crustaceen erliegt der Darmcanal einer Rückbildung. Er schwindet bei den verkümmerten Männchen der parasitischen Copepoden, wie einiger Cirripedien und allgemein bei den Rhizocephalen, wo die Ernährung durch andere Einrichtungen besorgt wird. (Vergl. oben S. 249.)

§ 206.

Das Darmrohr der Arachniden besitzt mit Ausnahme rückgebildeter Formen eine reichere Gliederung. Der enge Munddarm (Fig. 120. *oe*) führt in einen meist langgestreckten Mitteldarm, dessen vorderster Abschnitt (*v*) in seitliche Blindsäcke ausstrahlt, die bei den Phryniden und Scorpionen fehlen sollen. Bei den Araneen erstrecken sie sich zu fünf Paaren (*v'*) nach der Basis der Beine und Taster. Vier Paare, davon die beiden letzten gabelig getheilt, laufen bei den Galeoden bis in die Gliedmaassen (Füsse, Scheerenfühler und Palpen), bei den Pycnogoniden sich sogar fast durch die ganze Länge der Gliedmaassen erstreckend. Der Binnenraum des Magens erhält durch diese Anhänge eine ansehnliche Vergrösserung.

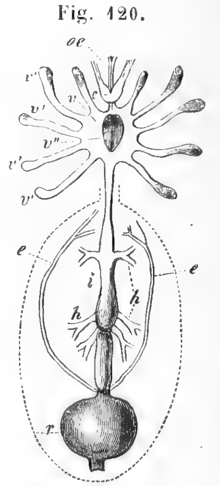
Dieselben Blindsäcke treffen sich bei den Milben auf den Körper beschränkt, meist sind es deren acht, doch wird eine Minderung der Zahl häufig durch Verästelung der Cöca compensirt. Eine viel grössere Anzahl (gegen 30) besitzen die Opilioniden in mehreren Reihen geordnet, in denen ein mittleres Paar noch secundäre Anhänge trägt.

Der dem Magen folgende bald längere, bald kürzere Abschnitt des

Mitteldarms erweitert sich im ersteren Falle meist gegen sein Ende zu und wird durch eine Einschnürung von dem fast immer erweiterten Enddarm abgesetzt. Letzterer ist von ansehnlicher Länge bei den Scorpionen, kürzer bei Galeodes, wo er einen Blindsack trägt. Auch bei den Araneen ist der Enddarm (Fig. 120. *r*) von ansehnlicher Weite, desgleichen bei den Milben.

Die Myriapoden bieten in der Einrichtung ihres Verdauungsapparates einfache Verhältnisse dar. Der kurze Munddarm führt in einen langen meist gerade verlaufenden Mitteldarm, aus dem der gleichfalls gerade verlaufende kürzere, meist eine Erweiterung aufweisende Enddarm hervorgeht.

Fig. 120.



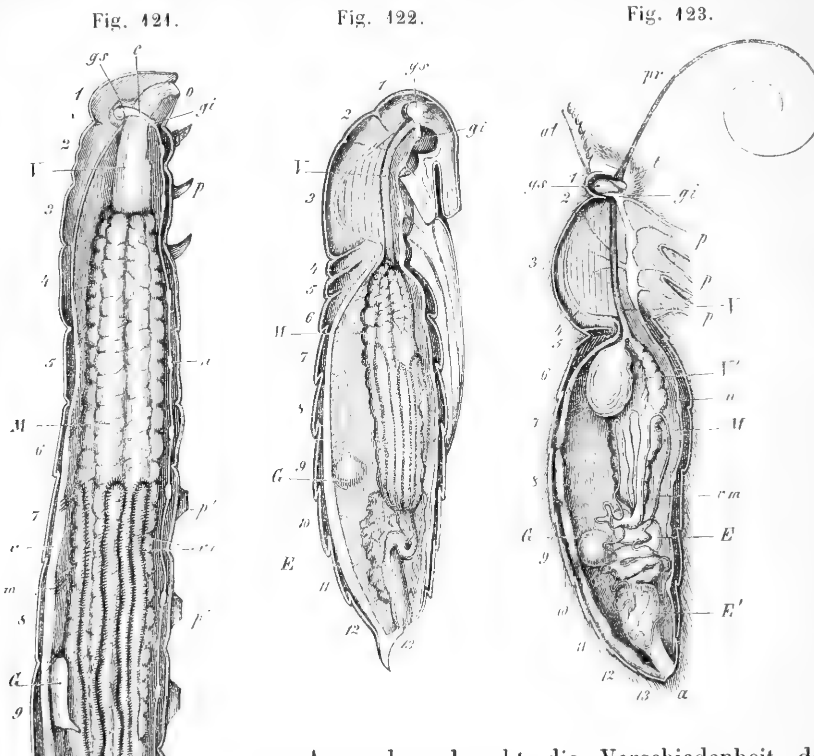
§ 207.

Das Verhalten des Darmcanals der Insecten bietet im Specielleren eine nähere Verwandtschaft mit dem Darm der Myriapoden. Die ausserordentliche Mannichfaltigkeit in den Formverhältnissen der einzelnen Abschnitte lässt sich hierdurch zwar einer morphologischen Reduction unterziehen, da aber in der Untersuchung der Vorrichtungen der einzelnen Abschnitte, ihrer Erweiterungen oder Anhangsbildungen und der Beziehungen dieser einzelnen Differenzirungen zu den drei primitiven Darmabschnitten kaum die ersten Anfänge gemacht sind, so bleibt die Herstellung einer einheitlichen Auffassung dieser Bildungen ein Desiderat. — Von bedeutendstem Einflusse auf die allgemeine Gestaltung des Darmcanals erscheint auch hier die Lebensweise, und es ist, wie sonst noch vielfach im Thierreiche, bei den Pflanzenfressern häufig eine grössere Länge des Darmrohrs vorhanden, als bei jenen, die von animalischen Stoffen sich nähren. Ein anderes, in Betracht kommendes Moment bietet noch die Beschaffenheit der Nahrungsstoffe, wir treffen demnach einfachere Darmbildungen bei Insecten, die von Flüssigkeiten sich nähren, während feste Substanzen Verzehrende eine grössere Complication bieten.

Diese Verhältnisse treten am auffallendsten bei der Vergleichung des Darmrohrs von Insectenlarven mit jenem ausgebildeter Insecten hervor, wir sehen z. B. eine Raupe (Fig. 121) mit einem weiten, den Körper gerade durchziehenden Darmrohr ausgestattet, und diese Einrichtung der ungeheuern Masse täglich verzehrten Materiales angepasst, während der

Fig. 120. Verdauungsorgane einer Spinne. *oe* Oesophagus. *c* Obere Schlundganglien (Gehirn). *v* Magen. *v'* Seitliche Fortsätze desselben. *v''* Nach oben gerichtete Anhänge. *i* Mitteldarm. *r* Cloakenartig erweitertes Endstück des Darms. *h h* Einmündungen der Leber in den Darm. *e* Harncanäle. (Nach Dugès.)

nur wenig und flüssige Nahrung aufnehmende Falter ein zwar längeres, aber viel schmächtigeres Darmrohr besitzt (Fig. 123).



Ausserdem beruht die Verschiedenheit des Darmes des ausgebildeten Insects zum Darme seiner Larve in einer Aenderung der Verhältnisse der einzelnen Darmabschnitte. Während der Mitteldarm im Larvenzustande in der Regel der mächtigste Abschnitt ist, tritt er allmählich zurück, und in demselben Maasse gewinnt der Enddarm an Länge. Dabei ändert sich der gerade Verlauf des Darmrohrs. Das Längerwerden der einzelnen Abschnitte ruft Krümmungen des die Länge der Leibeshöhle übertreffenden Darmrohrs hervor, die bis zu vielfachen Windungen führen können. Diese treffen auf Mittel-

Fig. 121. Larve eines Schmetterlings (Sphinx ligustri) in seitlicher Ansicht mit Darstellung der inneren Organisation.

Fig. 122. Puppe desselben.

Fig. 123. Imago derselben. *i* Kopf. 2, 3, 4. Thoracalsegmente. 5—13. Abdominalsegmente. *V* Vorderdarm. *M* Mitteldarm. *E* Enddarm. *Gs* Gehirnganglion. *gi* unteres Schlundganglion, *n* Bauchganglien. *Vm* MALPIGHI'sche Gefässe. *C* Herz. *G* Geschlechtsorgane. (Nach NEWPORT).

und Enddarm, indess der Vorderdarm am beständigsten den ursprünglichen Verlauf behält. (Vergl. Fig. 121. 122. 123.)

Mit diesen Differenzirungen verbinden sich neue an den einzelnen Abschnitten und verwischen häufig die Grenzen der letzteren. Der Mitteldarm unterscheidet sich vom Munddarm durch seinen Drüsenbesatz, und wo letzterer Anhänge oder Ausbuchtungen zeigt, dienen sie zur Aufnahme und zur ferneren Zerkleinerung der Nahrung, im letzteren Falle die Bildung eines Kaumagens wiederholend. Der Enddarm charakterisirt sich endlich durch die in seinen Anfang ausmündenden Malpighi'schen Gefässe.

Den einfachsten, von der Larvenform am wenigsten sich entfernenden Zustand bietet der Darm der meisten Pseudo-Neuropteren dar, von denen nur einige (Panorpa) eine Erweiterung am Ende des Vorderdarmes als Kaumagen besitzen. Ein solcher (Fig. 124. *A v*) zeichnet auch die Orthopteren aus und trägt auf seiner Innenfläche Längsreihen von festen Chitinplatten. Er kommt ferner bei Coleopteren (Carabiden, Cicindelen, Dytisciden etc.) vor, Borsten und leistenartige Vorsprünge tragend. Auch manche Hymenopteren (Formica, Cynips) besitzen ihn, ja sogar Larven von Dipteren.

Eine andere Differenzirung des bei manchen (Hemipteren) überaus kurzen Vorderdarmes besteht in einer Erweiterung desselben, die bald allseitig, bald nur einseitig vorkommt. Sie dient bei einer Betheiligung der ganzen Circumferenz des Oesophagus als Kropf (Jugluvies) (*i*), der sich bei vielen Käfern und bei Orthopteren vorfindet. Eine ähnliche Ausbuchtung des Vorderdarmes trifft sich bei Hymenopteren (Wespen, Bienen) verbreitet, fungirt aber hier als ein Saugapparat und leitet damit zu einer Bildung über, die sich bei anderen Insecten als Saugmagen verbreitet findet. Derselbe stellt einen dem Verlaufe oder dem Ende des Munddarmes angefügten blasenförmigen, dünnwandigen Anhang vor, der bei Lepidopteren unmittelbar (Fig. 123. *v'*), bei Dipteren mittelst eines kürzeren oder längeren Stieles ausmündet (Fig. 124. *B, v, s*). Auch bei den Hymenopteren trifft sich die Bildung eines selbständigen, gestielten Saugmagens (Crabro). Bei den Hemipteren scheint derselbe durch eine oft



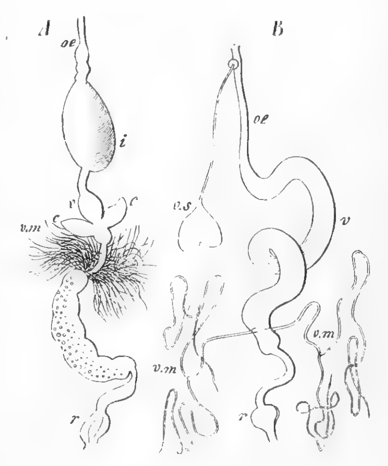


Fig. 124. ***A*** Verdauungscanal der Feldgrille, ***B*** einer Fliege. *oe* Oesophagus. *i* Kropfartige Anschwellung desselben. *v* Magen. *c* Anhänge desselben. *r* Erweitertes Ende des Enddarmes. *vm* Malpighi'sche Canäle.

mehrfach ausgebuchtete Erweiterung des Munddarms vertreten zu sein (Wanzen).

Der Mitteldarm (»Chylusmagen«) bietet nicht minder mannichfaltige Zustände. Bei vielen Käfern ist er in seiner ganzen Länge oder auch an einzelnen Abschnitten mit kurzen Schläuchen besetzt, die man als »Drüsen« bezeichnet. An seinem Anfange treffen sich zuweilen blindsackartige Ausstülpungen besonders bei Orthopteren, auch bei einzelnen Familien der Dipteren. Bei den letzteren ist er meist einer grösseren Länge entsprechend in Windungen gelegt (Fig. 124. *B v*). Dasselbe zeigt sich an dem langen Mitteldarm einiger Käfer (z. B. Melolontha), der Bienen und Wespen unter den Hymenopteren und vieler Hemipteren, bei denen neue Abschnitte an ihm sich sondern.

In manchen Fällen ist der Mitteldarm blind geendigt und entbehrt des Zusammenhanges mit einem Enddarm. Dies trifft sich bei den Larven der Bienen und Wespen, der Ichneumonen und mancher Dipteren u. a. m.

Der Enddarm bildet bei den Insecten mit gerade verlaufendem Darme den kürzesten Theil desselben. Er zeigt sehr häufig eine Trennung in zwei Abschnitte, von denen der zweite erweitert ist (»Rectum«) (Fig. 124. *A B r*). Bei Käfern (z. B. Dytiscus) erscheint der engere Vordertheil des Enddarmes von beträchtlicher Länge, auch bei manchen Orthopteren, wo sich eine grössere Anzahl von verschieden weiten Abschnitten wahrnehmen lässt, am längsten endlich ist er bei den Cicaden, bei allen diesen in Windungen gelegt. Da bei manchen die sonst in den Enddarm mündenden Malpighi'schen Gefässe dem letzten Abschnitte des Mitteldarmes zugetheilt sind, scheint ein Uebergang eines Theiles des ersteren in den letzteren stattzufinden, und die scharfe Abgränzung des Enddarmes wird verwischt.

Das erweiterte Endstück dieses Darmtheiles wird bei einer grossen Anzahl von Insecten durch papillenartig nach innen vorspringende Wülste ausgezeichnet, in denen reiche Tracheenverästelungen stattfinden. Bei den im Wasser lebenden Larven der Libellen bietet derselbe Abschnitt zahlreiche in Längsreihen geordnete Blätter mit dichten Tracheenverzweigungen. Die Lamellen fungiren bei dem durch Oeffnen und Schliessen des Afters erfolgenden Ein- und Ausströmen von Wasser als Athemapparat. Zwischen diesen Tracheenkiemen und den papillenartigen Vorsprüngen des Enddarmes kommen mehrfache Uebergangsformen (bei Phryganeenlarven) vor, so dass hier homologe Bildungen zu erkennen sind. Diese Einrichtungen leiten zur Annahme der frühern Existenz gleicher Larvenzustände auch für solche Insecten, die gegenwärtig gar keine Beziehungen zu einer Lebensweise im Wasser zu besitzen scheinen, und begründen damit die für die Entstehung des Tracheensystems weiter unten vorgetragene Auffassung.

Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Munddarms.

§ 208.

Am Darmcanale der Arthropoden sind an verschiedenen Abschnitten Drüsenorgane gesondert. Die in den Vorderdarm führenden Speicheldrüsen sind bei den Crustaceen nur wenig ausgebildet. Einzellige in der Nähe des Mundes liegende Drüsen sind bei niederen Krustenthieren (Copepoden, Daphniden) als Speichelorgane gedeutet. Von den übrigen sind solche Organe nicht mit Sicherheit bekannt geworden. Dagegen finden wir sie in grosser Verbreitung bei den Tracheaten, bei denen sie sogar differente Functionen besitzen können. Unter den Arachniden bieten die Scorpione zwei Paar gelappte, in den Oesophagus einmündende Drüsen, die bei den Galeoden zum Theil knäuelförmig gewundene Schläuche darstellen, und bei den Araneen scheinen solche Organe gleichfalls nicht zu fehlen. Sehr entwickelt sind die Speicheldrüsen bei den Milben, die deren mehrere verschieden gebaute Paare besitzen, und ihr Secret wahrscheinlich theilweise als Giftstoff verwenden.

Bei den Myriapoden sind einfache schlauchförmige (Julus) oder gelappte (Lithobius), sogar traubig verästelte Drüsen (Scolopendra) als Speicheldrüsen gedeutet.

In sehr mannichfaltiger Ausbildung sind die Speicheldrüsen bei den Insecten vorhanden, sowohl was Zahl, Form und feinere Structur betrifft. Es wird daher gewiss auch ihre Function sehr verschiedenartig sich verhalten.

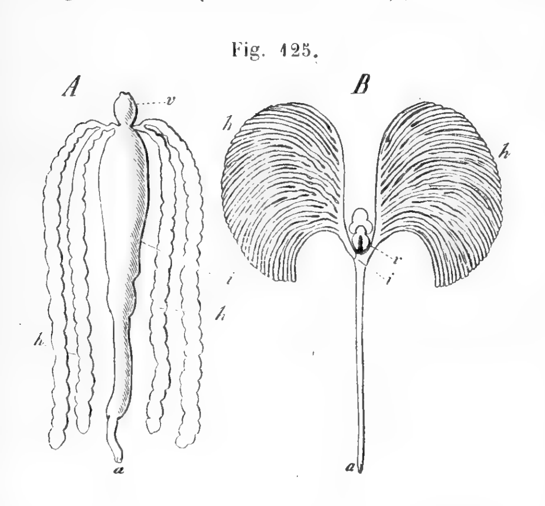
Nur Wenigen scheinen sie gänzlich zu fehlen wie den Ephemeriden, Libellen und Aphiden, oder sie sind nur gering entwickelt, wie bei Myrmeleoniden und Sialiden. Bei den Uebrigen erscheinen sie bald als lange gewundene Röhren, bald als gelappte oder mannichfach verzweigte Gebilde, die häufig den Darmcanal eine Strecke weit begleiten. Häufig kommen zwei, nicht selten auch drei Paare vor, die in ihrem Baue sehr wechselnde Verhältnisse darbieten. Was die äusseren Formen und die Vertheilung derselben auf die verschiedenen Insectengruppen angeht, so erscheinen sie als ein Paar längerer Schläuche bei den Käfern, dann bei Fliegen und Schmetterlingen. Verästelte, traubenförmig gestaltete oder gelappte Formen herrschen in den Ordnungen der Hemipteren und Orthopteren, finden sich auch mehrfach bei Käfern. Wo mehrere Speicheldrüsenpaare vorhanden sind (Hemipteren), treten zu den verästelten noch einfach schlauchförmige in einem oder in mehreren Paaren hinzu.

2) Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 209.

Eine andere Gruppe von Drüsenorganen mündet in den Mitteldarm aus. Sie stellen die Leber vor. Zwei durch die Verbindungsstelle mit dem Darme verschiedene Organe müssen hier aus einander gehalten werden. Das eine davon verbindet sich mit dem vordersten Abschnitte, in Gestalt einfacher oder verästelter Schläuche, welche bei reichlicherer Entwickelung allmählich in einen zusammengesetzten Drüsenapparat übergehen (vergl. § 205). Die Enden dieser Schläuche erscheinen als secretorische Organe, die Ausführgänge dagegen bilden durch ihr weites Lumen dem Darme zugehörige Räume. Das Organ hat sich also noch nicht vollständig vom Darme differenzirt. Die Branchiopoden, und unter diesen besonders die Phyllopoden, weisen diese Einrichtung auf; einige besitzen jederseits einen einfachen oder verästelten Blindschlauch (Fig. 119. *h*), andere zeigen ihn in eine Leber umgewandelt (Limnadia, Apus), die vorwiegend im Kopfschilde ihre Ausbreitung nimmt. Aehnliche Organe besitzen die Cirripedien. Bei den Arthrostraken sind diese Blindschläuche (Fig. 125. *A*. *h*) lange, nach hinten verlaufende Organe von verschiedener Zahl. Verästelungen fehlen, werden aber durch Ausdehnung in die Länge compensirt. Unter den Thoracostraken erscheinen sie bei manchen Schizopoden jenen ähnlich, bei den meisten dagegen, wie bei allen Decapoden, stellen sie ein Paar den Cephalothorax ausfüllende, in büschelförmige Gruppen vertheilte Drüsenmassen (Fig. 125. *B*. *h*) vor. Da sie bei den Larven der Decapoden als einfache Ausstülpungen der Drüsenwand erscheinen ist zweifellos, dass sie nur weiter entwickelte Stadien jener bei vielen Entomostraken einfacheren Schläuche sind.

Fig. 125.



Eine zweite Form dieser Leberorgane ist von der ersten durch grössere Anzahl der Einzeldrüsen und durch die weiter nach hinten verlegte Einmündung in den Mitteldarm unterschieden. Andeutungen

Fig. 125. Darmcanal und Leber von Crustaceen. *A* von Oniscus, *B* von Phyllosoma. *v* Kaumagen. *i* Chylusmagen. *a* After. *h* Leberschläuche.

hierfür bestehen bereits bei Copepoden in mehrfachen auf einander folgenden Ausbuchtungen des Mitteldarms. Wir finden sie ausgebildet bei einzelnen Isopoden (Bopyrus), wo sie den ganzen Mitteldarm als paarweise angeordnete, verzweigte Drüsenbüschel besetzen. Aehnlich besteht auch bei den Stomapoden eine grössere Anzahl (10 Paare) gelappter Drüsenbüschel an der ganzen Länge des Mitteldarms.

Beide Formen können nicht direct von einander abgeleitet werden, da in der zweiten die bei der ersten Drüsen tragende Stelle derselben entbehrt. In einer gemeinsamen Stammform mögen beiderlei Organe vereinigt gewesen sein. Wir können uns in dieser den ganzen Mitteldarm mit Aussackungen besetzt denken, von wo aus zwei Drüsenreihen sich entwickeln; bei der einen kommt nur das vorderste Drüsenpaar zur Ausbildung, bei der andern bleibt das vorderste Paar unterdrückt und es entwickeln sich die hinteren in verschiedener Anzahl. Diese hintern Drüsen zeichnen als zwei Paare verzweigter Büschel den Mitteldarm der Pöcilopoden aus.

Beide Formen von Darmausstülpungen liegen den Darmanhängen der Arachniden zu Grunde. Die vorderen entwickeln sich jedoch nicht allgemein zu Drüsenorganen, sondern beharren als mehr oder minder weite Taschen und Schläuche, wie dieselben bereits als Magenblindsäcke des näheren geschildert sind (§ 206). Nur bei den Opilioniden kommt denselben eine drüsige Bedeutung zu und die Magensäcke fungiren zugleich als Leberorgane. Bei den Scorpionen und Araneen münden in den hinteren Theil des Mitteldarms gesonderte Drüsenbüschel ein. Zwei bis drei Paar sind es bei den Araneen (Fig. 125. *h*), fünf Paare bei den Scorpionen.

Den Myriapoden wie den Insecten fehlen diese Anhänge des Mitteldarms, doch kann in den bei manchen vorhandenen Blindsäcken eine in andere Verwendung gezogene Umbildung der ersten Form dieser Anhänge gesehen werden.

3) Anhangsorgane des Enddarms.

§ 210.

Bei der meist nur geringen Länge des Enddarms werden mit ihm gesonderte Drüsen kaum noch Secrete liefern, die für die Verdauung oder für die Aufsaugung von Bedeutung sind. Ihr Secret wird sich mehr in die Reihe der Auswurfsstoffe stellen. Da auch der chemische Nachweis geliefert ist, dass diese Stoffe den Harnausscheidungen der Wirbelthiere an die Seite zu stellen sind, dürfen wir die bezüglichen Organe als Excretionsorgane bezeichnen, womit jedoch ihren Beziehungen zu andern Functionen, die sie in einzelnen Fällen besitzen, kein Eintrag geschehen soll.

Bei den Crustaceen finden sich am Enddarme in einzelnen

Fällen Blindsackbildungen vor, so z. B. bei Copepoden-Larven, doch kann weder über ihre morphologische noch über ihre functionelle Bedeutung ein sicheres Urtheil abgegeben werden. Dagegen sind bei den Tracheaten ganz allgemein excretorische Drüsenorgane in Verbreitung, die als Ausstülpungen der Darms entstehen, und als lange, einfache oder verzweigte Canäle erscheinen, die oft vielfach gewunden oder schleifenförmig am Darmcanale aufgereiht sind, und in den letzten erweiterten Abschnitt des Darmcanals, fast immer hinter dem Mitteldarme, ausmünden. Sie werden nach ihrem ersten genauern Beobachter als Malpighi'sche Gefässe bezeichnet, mit Beziehung auf ihre Function werden sie Harncanäle benannt.

Unter den Arachniden sind sie bei den Scorpionen einfache, zwischen den Leberlappen verlaufende Canäle, von denen ein Paar Verästelungen besitzt. Sie münden in den Anfang des Enddarms. Vielfach verästelt und zu einem Netze verbunden, sind die Harncanäle der Araneen, bei denen sie sich in zwei gemeinsame Ausführgänge (Fig. 120. *e*) vereinigen und mit diesen in den weiten Enddarm oder den Blindsack desselben ausmünden. Zwei lange und vielfach gewundene Canäle stellen sie bei den Opilioniden vor, und ähnlich erscheinen sie bei den Milben, zuweilen mit Verästelungen versehen.

Eine ebenfalls geringe Anzahl einfacher Harngefässe kommt bei den Myriapoden vor, ein Paar bei den Juliden und zwei Paare bei den Scolopendern. Sie schliessen sich nicht nur durch ihre Zahl und einfache Bildung, sondern auch durch ihre Anordnung am Darmcanale den entsprechenden Organen vieler Insectenlarven an.

Die grösste Mannichfaltigkeit in Zahl, Anordnung und specieller Bildung herrscht bei den Harngefässen der Insecten. Unter den Thysanuren fehlen sie allen Poduriden, sind dagegen bei Lepisma in der Vierzahl vorhanden. Die Function der Harncanäle ist namentlich bei den Insecten, mit vollkommener Verwandlung während des Larvenzustandes eine gesteigerte, wie sich nicht allein aus der mächtigen Ausbildung dieser Organe (Fig. 121. *vm*), sondern auch aus der während des Puppenzustandes sich massenhaft im Enddarme ansammelnden Harnmenge ergibt. Diese Erscheinung entspricht also gerade jener Periode, in welcher mit der Ausbildung des vollkommenen Körpers die intensivste plastische Thätigkeit im Organismus zur Aeusserung kommt. Dass die Function der Malpighi'schen Canäle der Insecten nicht ausschliesslich in der Harnabsonderung zu suchen ist, dass vielmehr eine ältere Annahme, die in ihnen galleabsondernde Organe erblickt, nicht ganz unberechtigt ist, ist durch das Vorkommen verschieden gebauter Strecken dieser Canäle, sowie durch die Verschiedenheit des Secretes an jenen Strecken begründbar. (Leydig.)

Die Harncanäle geben sich meist durch ihre braungelbliche oder auch weissliche Färbung leicht zu erkennen, welches Colorit von den in den Zellen der Canalwand abgelagerten Stoffen herrührt und um so

intensiver erscheint, je reichlicher die Secretion von Statten geht, und je mehr auch das Lumen der Canäle mit Secretmasse gefüllt ist Was die Zahlenverhältnisse angeht, so kann Folgendes darüber bemerkt werden: Am verbreitetsten finden sich vier, paarweise mit einander verbundene Harncanäle bei den meisten Dipteren (Fig. 124. *B vm*) und Hemipteren; sechs trifft man bei Schmetterlingen, bei vielen Netzflüglern, sowie bei manchen Pseudoneuropteren (Termiten) an; vier bis sechs sind bei den Käfern vorhanden; eine grosse Anzahl kurzer Harncanäle zeichnet die Hymenopteren aus, so dass bei diesen, sowie auch bei vielen Orthopteren (Fig. 124. *Avm*) Hunderte von Harncanälen getroffen werden. Verästelungen kommen im Ganzen selten vor; dagegen finden sich häufig schlingenförmige Verbindungen zwischen den Enden der einzelnen. Die Ausmündung findet je nach der Länge des Enddarms an scheinbar sehr verschiedenen Stellen statt. Sehr weit nach vorne münden sie bei den Cicaden, Fliegen und Schmetterlingen Auch bei den Hymenopteren ist die Mündung dicht hinter dem Magen. Am Ende dagegen fügen sie bei verschiedenen wanzenartigen Insecten sich ein.

Geschlechtsorgane.

§ 211.

Die Fortpflanzung der Arthropoden wird ausschliesslich durch den Geschlechtsapparat besorgt, und was man hier als ungeschlechtliche Vermehrungsweise bezeichnet, wie die Erscheinungen der Parthenogenesis und des Generationswechsels geht in allen Fällen aus geschlechtlicher Differenzirung hervor und darf mit den Vermehrungsweisen durch Theilung, Sprossung oder Knospenbildung nicht verknüpft werden.

Die bei den Würmern nur in einzelnen Abtheilungen vorhandene Vertheilung der Generationsorgane auf verschiedene Individuen ist bei den Arthropoden zur Regel geworden, und nur bei wenigen hat sich die hermaphroditische Bildung erhalten. Die geschlechtliche Differenzirung erstreckt sich bei vielen auch auf äussere Theile, auf Umfang und Beschaffenheit des Körpers.

Die Keimdrüsen sind stets gesonderte Organe, die nicht mehr auf die Metameren vertheilt, und entweder einfach oder doch in nur einem Paare vorhanden sind. Die Centralisation des Organismus ist hierin eine vollständigere geworden. An den Keimdrüsen wie an deren Ausführwegen drücken sich zahlreiche Complicationen aus, vor Allem durch Verlängerung der Ausführwege und durch Differenzirung derselben in einzelne verschieden fungirende Abschnitte. Endlich werden bei vollkommenerem Grade der Arbeitstheilung einzelne Abschnitte in accessorische Organe umgewandelt, die nicht mehr blosse Theile der Ausleitegänge, sondern selbständige Anhangsgebilde vorstellen.

Für die weiblichen Organe treffen wir einen immer erweiterten Abschnitt der Ausführwege in der Function als Uterus. In demselben gewinnen die Eier eine weitere Ausbildung, und werden in der Regel auch noch mit einer Umhüllung, der Schale, versehen. Der letztere Umstand steht mit einer drüsigen Structur der Wandung im Zusammenhang, und kann zur Sonderung drüsiger Anhangsgebilde dieses Abschnittes hinführen. Die Befruchtung erfolgt mit Ausnahme der festsitzenden Cirripedien durch Begattung. Dem entsprechend findet sich näher oder entfernter vom Endabschnitte ein Raum zur Aufnahme des Sperma (Receptaculum seminis) durch eine Ausbuchtung einer Strecke der Ausführwege vorgestellt, die zu selbständigeren Anhangsgebilden sich umgestaltet.

Wo die Eier nicht frei abgesetzt, sondern wie das häufig der Fall, entweder untereinander oder an andere Gegenstände befestigt werden, sind am Ausführgange noch Kittsubstanz liefernde Drüsen gesondert, sowie endlich beim Vorhandensein besonderer Begattungsorgane des Männchens, Räume des weiblichen Apparates zur Aufnahme derselben ausgebildet sind. Ausnehmend mannichfach sind die Organe, welche zum Bergen und zum Schutze der bereits aus dem Körper getretenen Eier verwendet werden. Häufig ist ein Theil der Gliedmaassen, besonders bei Krustenthieren, in dieser Richtung, umgebildet. Aber auch ganze Körperregionen können zu Brutbehältern umgewandelt sein. Aus diesen Beziehungen entspringt ein grosser Theil der Verschiedenheit weiblicher und männlicher Individuen. Endlich ist noch als ein auf alle Theile des weiblichen Apparates modificirend wirkender Umstand die Quantität der producirten Eier in Anschlag zu bringen, indem aus einer beträchtlichen Vermehrung nicht blos Erweiterungen der ausleitenden Räume, sondern auch vielfältige Umänderungen aller accessorischen Organe abzuleiten sind, die wieder in der Volumzunahme des Weibchens sich aussprechen.

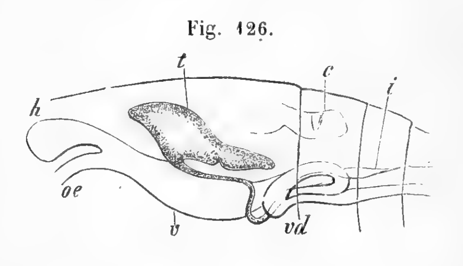
Dem weiblichen Apparat gegenüber verhält der männliche sich einfacher. Erweiterungen des Ausführweges (vas deferens) dienen als Behälter für das abgesonderte Sperma (vesicula seminalis), die Wandungen der Ausführwege oder daraus gesonderte Drüsen mischen dem Sperma besondere Secrete zu, deren Bedeutung nur dann erkennbar ist, wenn dadurch die Samenelemente in Massen vereinigt und als Samenpaquete (Spermatophoren), an oder in die weiblichen Organe übertragen worden. Wo nicht das ausstülpbare Ende der Ausführwege zur Begattung dient, finden sich besondere Copulationsorgane, an deren Herstellung bald die Gliedmaassen (Krebse), bald ganze Leibessegmente (Insecten) sich betheiligen. Den Gliedmaassen kommen überdies noch manche andere Beziehungen zum Geschlechtsapparate zu, indem sie als Organe zum Einfangen und Festhalten der Weibchen dienen, und damit in Verbindung stehende Umbildungen aufweisen.

§ 212.

Unter den Crustaceen treffen wir bei einem Theile der Cirripedien Zwitterbildungen. Hoden wie Eierstöcke sind vielfach verästelte, äusserlich nur durch ihre Lagerung unterschiedene Schläuche. Die Ovarien liegen bei den Lepadiden in dem durch eine Ausstülpung des Mantels gebildeten Stiele verborgen und senden jederseits ein Oviduct zur Mantelhöhle. Bei den Balaniden sind sie in den Mantel eingebettet. Die männlichen Zeugungsdrüsen sind in beiden Familien um den Tractus intestinalis gelagert und vereinigen sich an jeder Seite zu einem Vas deferens, welches, den Enddarm begleitend, mit dem der andern Seite verbunden am Ende des Postabdomens mündet.

Bei den übrigen getrennt geschlechtlichen Crustaceen bietet die Einrichtung von beiderlei Apparaten einen hohen Grad der Uebereinstimmung dar. Nach dem paarigen oder unpaaren Verhalten der Keimdrüsen lassen sich zwei verschiedene Formen des Geschlechtsapparates unterscheiden, die jedoch durch Verbindung zweier Keimdrüsen zu einem äusserlich unpaaren Organe unter einander verknüpft sind.

Fig. 126.



Unpaare Keimdrüsen treffen wir bei den freilebenden Copepoden. Ovarium oder Hoden (Fig. 126. *t*) liegt in der Medianlinie dem Mitteldarm (*v*) auf. Das Ovar sendet jederseits einen Eileiter ab, der entweder einfach nach hinten verläuft, oder an seinem Endabschnitte mehrfache als Uterus fungirende Windungen bildet (parasitische Copepoden), oder auf seinem ganzen Wege mit vielfachen Ausbuchtungen (Fig. 127. *B*) zur Aufnahme der Eier besetzt ist (Corycäiden). Der kurze Endabschnitt ist entweder in seinen Wandungen drüsig, oder es sitzt ihm eine besondere Kittdrüse an. Eine Erweiterung des Endabschnittes fungirt als Receptaculum seminis, welches auch in vielen Fällen, z. B. bei den Parasiten, einen zur Aufnahme der Sperma mit selbständiger Mündung versehenen besonderen Abschnitt vorstellen kann. Bei vielen parasitischen Copepoden ist das Ovarium doppelt; beide Ovarien sind aber häufig einander genähert. Aehnliches bietet sich bei den männlichen Copepoden, von denen die freilebenden einen einfachen, bei den Corycäiden in zwei Hälften getrennten Hoden besitzen,

Fig. 126. Darm und männlicher Geschlechtsapparat von Pleuromma. Seitliche Ansicht. *oe* Munddarm. *v* Mitteldarm. *h* Unpaarer Blindsack. *i* Enddarm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Gewundenes Vas deferens. (Nach CLAUS.)

der jederseits in ein besonderes Vas deferens übergeht. Bei manchen Familien ist der rechte Samenleiter rückgebildet. Das häufig gewundene Ende des Samenleiters (Fig. 126. *vd*) dient als Samenblase, in der die Bildung der Spermatophoren geschieht.

Bei den Branchiopoden liegen die Keimdrüsen als getrennte Schläuche zur Seite des Darmcanals. Einfach sind sie bei den Cladoceren, wo sie sich unmittelbar in den wenig veränderten Ausführgang fortsetzen, der sowohl bei männlichen als weiblichen Organen nahe am Körperende mündet. Daran reihen sich die Phyllopoden. Hoden oder Eierstöcke nehmen bald nur den hintern Theil der Leibeshöhle ein, und senden dann von ihrem vorderen Ende einen rückwärts umbiegenden Ausführgang ab (Artemia, Branchipus), oder sie beginnen weiter vorne und lassen den Ausführgang am hinteren Ende oder nahe daran hervorgehen (Holopedium). Ein erweiterter Abschnitt des Oviductes dient bei ersteren als Uterus, ähnlich wie am Samenleiter eine Anschwellung die Samenblase bildet. Diese einfachere Form der Geschlechtsorgane geht bei den meisten Phyllopoden durch Vergrösserung der Keimdrüsen Modificationen ein. Das Ovarium von Limnadia ist mit kurzen taschenartigen Ausbuchtungen besetzt, die bei Apus durch weiter gehende Verästelungen eine gelappte Drüse von bedeutender Ausdehnung herstellen. Dies Organ dient auch als Behälter (Uterus) für die bereits reifen Eier. Formell ähnlich verhält sich der Hoden.

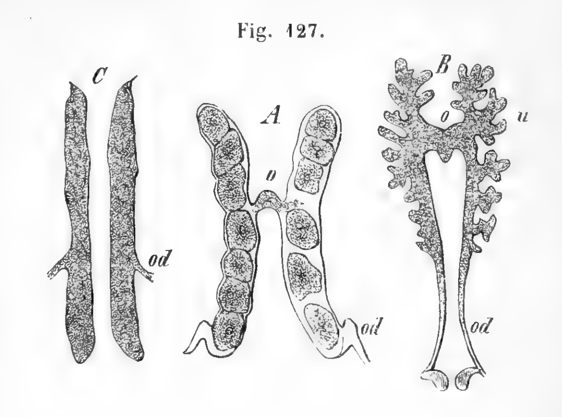
Unter den Arthrostraken waltet eine Trennung der beiderseitigen, meist auch getrennte Ausmündungen besitzenden Geschlechtsorgane vor. Die weiblichen Organe bestehen bei den Amphipoden aus einfachen, in der Regel an der Basis des fünften Thoracalsegments ausmündenden Schläuchen. Bei den Isopoden (Fig. 127. *C*) sind diese Schläuche sowohl nach vorne als hinten blindgeendigt und der Ausführgang entspringt im Verlaufe derselben. Als eigentliche Keimdrüsen sind die Enden der Schläuche anzusehen, indess der übrige grösste Theil einem Uterus gleichkommt. Die männlichen Organe kommen damit überein, doch trifft sich für die Isopoden eine Eigenthümlichkeit, indem jederseits mehrere Hodenschläuche (Fig. 128. *B*) sich zu einem besonderen Abschnitte vereinigen, aus dem ein engerer häufig gewundener Ausführgang entspringt. Dieser nimmt entweder seine eigene Ausmündung, oder ist vor der Mündung mit dem der anderen Seite vereinigt.

§ 213.

Unter den Malakostraken bieten die Schizopoden (Mysis) die einfacheren Geschlechtsorgane. Die weiblichen Organe (Fig. 127. *A*) bestehen aus einer unpaaren Keimdrüse (*o*), an die sich seitlich Ausführwege, zu einem nach vorne zu blindsackartig fortgesetzten Uterus

erweitert, anschliessen, und an ihrem hinteren Ende einen kurzen Gang (*od*) zur Geschlechtsöffnung absenden. Diese Verbindung beiderseitiger Organe besteht auch für den Hoden. Er wird aus einer Doppelreihe von Drüsenfollikeln gebildet, welche in einen schlingenförmig verlaufenden Canal zusammentreten, der den einfachen an der Basis des letzten Fusspaares mündenden Ausführgang bildet.

Fig. 127.



Die Geschlechtsorgane der Decapoden reihen sich durch die gleichfalls bestehenden Medianverbindungen an jene von Mysis an, und erscheinen durch mannichfache Differenzirungen weitergebildet. Die weiblichen Organe werden durch zwei lange nach vorne und nach hinten ausgezogene und unter einander querverbundene Röhren vorgestellt, die theils als Keimdrüse, aber auch zum grossen Theile als Eileiter und Uterus fungiren. Beim Flusskrebs sind die beiden vorderen Abschnitte als kürzere Lappen gestaltet, indess die beiden hinteren zu einem unpaaren Stücke verschmolzen sind. Ein kurzer Ausführgang begibt sich jederseits zur Geschlechtsöffnung, die bei den Caridinen wie bei den Schizopoden gelagert, bei den Macruren an den Basalgliedern des dritten Fusspaares, bei den Brachyuren dagegen an dem dieses tragenden Körpersegmente angebracht ist. Die Brachyuren sind überdies noch durch eine taschenartige, als Samentasche zu betrachtende Erweiterung des Ausführganges ausgezeichnet. Der männliche Apparat zeigt die Hoden aus zwei vielfach gewundenen vorne der Quere nach unter einander verbundenen Schläuchen dargestellt, die, wie auch die weiblichen Organe, meistentheils im Cephalothorax lagern und nur bei Pagurus ins Abdomen sich einbetten. Sie entsenden bei den letzteren zwei lange, eng gewundene, allmählich sich erweiternde Ausführgänge. Daran schliessen sich die meisten übrigen Decapoden an, doch ergeben sich mannichfache Eigenthümlichkeiten theils in der Ausdehnung der durch die Windungen des Samencanals gebildeten Lappen, theils auch in der Bildung des unpaaren, beiderseitige Drüsen vereinigenden Stückes. Vollständiger ist die Vereinigung der Keimdrüsen bei Astacus. Ein langgewundenes Vas deferens tritt an jeder Seite zur äusseren Geschlechtsöffnung, die in der Regel am Basalgliede

Fig. 127. Weibliche Geschlechtsorgane von Crustaceen. *A* von Mysis. *B* von Sapphirina. *C* von Oniscus. *o* Ovarium. *od* Oviduct. *u* Uterus.

des letzten Fusspaares angebracht, bei den kurzschwänzigen Krebsen jedoch am Ende eines, aus einer umgewandelten Gliedmaasse hervorgegangenen, doppelten Penis sich findet. Es erhält sich also nur für den männlichen Apparat die gleiche Ausmündung wie bei den Schizopoden, während die weibliche Oeffnung weiter nach vorne gerückt ist.

Eigenthümlich verhält sich der Geschlechtsapparat der Stomapoden, der nicht in der gleichen Weise wie jener der Decapoden mit den Organen der niederen Krustenthiere in Zusammenhang gebracht werden kann. Die Ovarien werden bei Squilla aus zahlreichen die Seite des Abdomens einnehmenden Drüsenschläuchen gebildet, die sich in ein den Darm umlagerndes Mittelstück vereinigen. Vom Vorderende desselben treten drei Paar Ausführgänge zur Bauchfläche herab, und verbinden sich in der Medianlinie unter Bildung von Erweiterungen zu einem Längscanale, der weit vorne zu einer auf einem Vorsprunge gelegenen einfachen Genitalöffnung tritt. Vom männlichen Apparate verhalten sich nur die Keimdrüsen dem weiblichen gleich, indess die beiden aus den Hoden hervorgehenden Vasa deferentia in zwei an der Basis der beiden letzten Füsse vorragende Begattungsorgane übergehen.

Eine Vereinigung der beiden in der Abtheilung der Crustaceen repräsentirten Formen bietet sich bei den Pöcilopoden. Von der einen Form ist die Medianverbindung der beiderseitigen Apparate, von der andern sind die mehrfachen Keimstätten vorhanden, als welche die feinen Endäste des die Geschlechtsorgane zusammensetzenden Netzwerkes sich darstellen. Die weiteren Strecken dienen zu Ausführwegen, bei den Weibchen zur Ansammlung grosser Eiermassen beträchtlich erweitert, und jederseits in einen selbständigen Ausführgang fortgesetzt.

Fig. 128. Männliche Geschlechtsorgane. *A* von Homarus und *B* von Oniscus. *t t* Hoden. *v d* Vas deferens. *v s* Samenblasen. *o* Ausmündung derselben. *p* Begattungsorgan.

§ 214.

Bei den Arachniden sind beiderlei Geschlechtsdrüsen in der Regel unpaar oder, wenn paarig, doch transversal verbunden, und mit vereinigten oder getrennten Ausführgängen weit vorne an der Bauchfläche ausmündend. Ausser accessorischen Drüsenorganen oder besonderen, zur Aufbewahrung und Aufnahme der Samenmassen oder der Eier dienenden Erweiterungen der Ausführgänge, kommen noch äussere Apparate zur Ausleitung der Geschlechtsproducte vor, je nach den Geschlechtern als Ruthen oder Legeröhren bezeichnet. Die männlichen Organe wiederholen mit geringen Verschiedenheiten den Typus der weiblichen. Die Verbindung der beiderseitigen Genitaldrüsen und der daraus hervorgehende unpaare Abschnitt des Apparates erinnert an ähnliche Verhältnisse bei den Branchiaten, vorzüglich den Pöcilopoden.

Bei den Scorpionen stellen die Ovarien drei an ihrem hinteren Ende bogenförmig in einander übergehende und ausserdem noch durch vier Queranastomosen mit einander verbundene Längsröhren vor, in deren oft schlauchartig ausgebuchteten Wandungen die Eier entstehen. In den queren, jederseits vier weite Maschen erzeugenden Verbindungen spricht sich eine durch ihre Lage genau jener des Abdomens folgende Gliederung des Organs aus. Aus den beiden äusseren Längsschläuchen gehen spindelförmig erweiterte Oviducte hervor, die wegen des von ihnen aufgenommenen Sperma als Receptacula seminis fungiren, und an der Basis des Abdomens ausmünden.

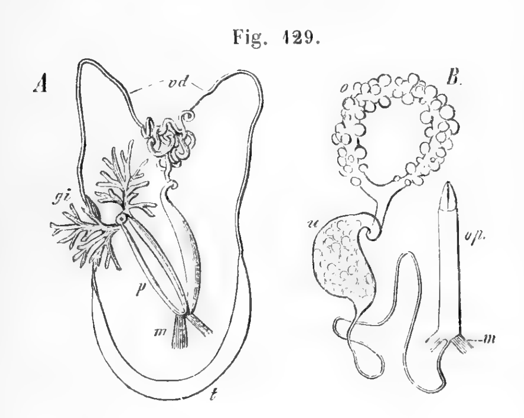
Auch die Hoden der Scorpione erscheinen als ein Paar schleifenförmiger Canäle mit quer verlaufenden Verbindungen. Zwei auf beide Seiten vertheilte Röhren lassen eine vollkommene Duplicität bestehen. Das vorne aus jedem Hoden hervorkommende Vas deferens mündet, mit dem der andern Seite vereinigt, an derselben Stelle, an der beim Weibchen die Geschlechtsöffnung sich findet, nach aussen. Zu dem Vas deferens treten jederseits noch accessorische Organe, in der Regel in Form von zwei Paar verschieden langen Blindschläuchen, die theils als Drüsen theils als Samenblasen fungiren.

Die Trennung der beiderseitigen Keimdrüsen ist bei den Galeoden und Araneen in beiden Geschlechtern vollständig. Die Ovarien stellen zwei Schläuche vor, an deren Aussenfläche sich die Eier und zwar bei den Spinnen auf stielartigen Fortsätzen entwickeln. Aus der Vereinigung der beiden zur Ausleitung der Eier dienenden Ovarialröhren bildet sich ein zuweilen erweiterter Scheidencanal (Galeodes), der an seinem Ende mit einer oder zwei Samentaschen besetzt ist. Die männlichen Organe lassen sich bei den Galeoden von den Scorpionen her ableiten, indem die aus jederseits paarigen Längsschläuchen gebildeten Hoden ohne Querverbindungen sind. Bei den Spinnen endlich sind diese Längsschläuche auf zwei reducirt.

§ 215.

Sowohl bei den Opilioniden als bei den Milben ist in der herrschenden Ringform der Keimdrüsen eine gemeinsame Einrichtung gegeben, die sich von der bei den Scorpionen gegebenen Querverbindung der Ovarien ableitet. Bei den Opilioniden (Fig. 129. *B o*) ist diese Ringform am vollständigsten. An der Oberfläche des Ringes bilden sich die Eier, wie bei den Spinnen und Scorpionen, in gestielten Ausbuchtungen, von wo sie in das Innere der Ovarialröhre und von da in den Ausführgang gelangen, der eine beträchtliche Erweiterung (*u*) (Uterus) besitzt. Eine enge gewundene Fortsetzung desselben führt zur ausstülpbaren Legeröhre (Ovipositor) (*op*). Den Ovarialring vertritt bei den Männchen ein Ringcanal, von dem nur ein Abschnitt (Fig. 129. *A t*) den Hoden vorstellt, dessen beide Enden in die den Ring abschliessenden Ausführgänge (*vd*) übergehen. Diese vereinigen sich in einen knäuelförmig gewundenen Abschnitt aus dem ein erweiterter Canal als Samenblase entspringt und sich an ein der Legeröhre ähnliches und ebenso hervorstülpbares Gebilde, den Penis fügt, mit dessen Ende noch zwei mächtige Büschel accessorischer Drüsen (*gi*) sich verbinden.

Fig. 129.



Bei den Acarinen ist die Ringform der Keimdrüsen bei vielen noch vollständig erhalten. Im weiblichen Apparate wird der grössere Theil des Ringes durch Beschränkung der Eibildung auf einen kleinen Abschnitt, dem Ausführapparate zugetheilt. Am ausgesprochensten ist das bei Pentastomum, dessen Ovarium einem Ringcanal angefügt ist. Von den Ausführwegen sind die in den unpaaren Abschnitt übergehenden Theile des Ringes häufig zu einem zweihörnigen Uterus erweitert, oder dieser wird ausschliesslich vom unpaaren Abschnitte vorgestellt. Letzteres ist auch bei Pentastomum der Fall wo der Uterus einen bedeutend langen gewundenen Canal bildet. Am männlichen Apparat ist der letztere meist sehr verkürzt, und die beiden in ihm sich vereinigenden Theile des Ringes sind zu Samenblasen erweitert.

Fig. 129. Geschlechtsorgane von Phalangium opilio. *A* Männliche Organe. *t* Hoden. *v d* Vas deferens. *p* Penis. *m* Retractoren desselben. *gi* Anhangsdrüsen. (Nach KROHN.) *B* Weibliche Organe. *o* Eierstock. *u* Uterus. *op* Legeröhre. *m* Retractoren derselben.

Mit dem unpaaren Abschnitte verbinden sich in beiden Geschlechtern Anhangsdrüsen, die wiederum bei den Männchen ausnehmend umfangreich sind. Die verschiedenartige Vertheilung der Functionen an demselben Ringcanale führt zu einer Trennung des Ringes in zwei Genitalschläuche, wenn in der Mitte des keimerzeugenden Abschnittes des Ringes eine sterile Partie auftritt. Die beiden Hälften des Ringes vertheilen sich dann, in einzelnen Fällen noch durch einen Canal oder durch indifferentes Gewebe verbunden, nach beiden Seiten, und so gehen Organe hervor, die nur an den Mündungen oder an einem damit zusammenhängenden unpaaren Abschnitte vereinigt sind (Ixodes).

Ganz unabhängig von diesen Einrichtungen verhalten sich die hermaphroditischen Geschlechtsorgane der Tardigraden. Sie bestehen aus einem unpaaren Ovarium, und zwei zu Seiten des Darmcanals liegenden Hoden, welche ihren Ausführgang in einem Samenbehälter einfügen, und meist mit besonderen Drüsen sämmtlich in eine Cloake ausmünden.

Ebenso eigenthümlich verhalten sich die Pycnogoniden deren Geschlechtsproducte an der Wand der Leibeshöhle entstehen, und durch besondere bald an allen, bald an nur einem Fusspaare vorhandene Oeffnungen entleert werden, damit an niedere bei Annulaten bestehende Befunde erinnernd.

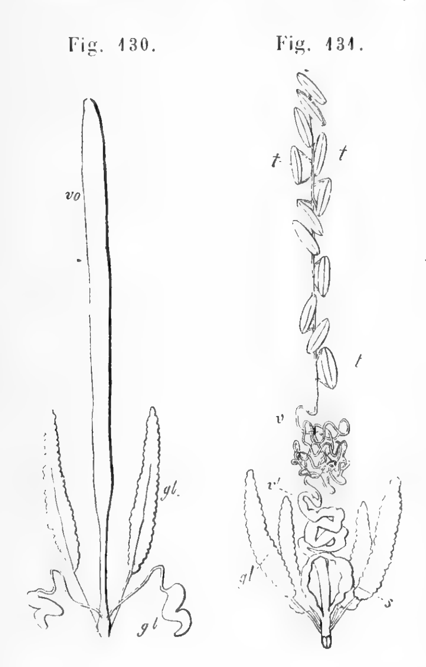
§ 216.

Die Geschlechtsorgane der Myriapoden stehen in Form und Anordnung jenen der Arachniden am nächsten und münden zum Theil wie jene, weit vorne am Körper, nämlich am dritten Leibessegmente aus. Nur die Geschlechtsöffnung der Scolopender ist am Hinterleibesende angebracht. Bei den Weibchen sind die Geschlechtsdrüsen entweder äusserlich einfach, einen langgestreckten Schlauch vorstellend, an dessen Innenfläche die Eier Vorsprünge bilden, (Juliden, Scolopendriden und Glomeriden); oder sie erscheinen doppelt (Craspedosoma) und vereinigen sich dann an ihrem vorderen Ende, woraus wiederum zwei besondere Oviducte hervorgehen, die nach bogenförmigem Verlaufe von einander getrennt münden. Bei den Scolopendern ist ein einfacher Oviduct als Fortsetzung des einfachen Ovarialschlauches die Regel, doch ist im Allgemeinen die Duplicität dieser Organe nicht nur durch die weit verbreiteten doppelten Oviducte, sondern auch durch die beiderseits im einfachen Ovarialschlauche stattfindende Eibildung ausgesprochen.

Die accessorischen Organe werden aus zwei Paaren, zuweilen in die Oviducte, meistens direct in die Geschlechtsöffnung ausmündender Gebilde dargestellt (Fig. 130. *gl*). Ein Paar davon erscheint in Form gestielter Bläschen, die nach ihrem Inhalte als Receptacula seminis zu

deuten sind, während ein anderes, zuweilen noch verdoppeltes Paar sich als »Kittdrüsen« kundgibt.

Die Duplicität der männlichen Organe ist gleichfalls häufig auf die Ausführgänge und accessorischen Apparate beschränkt. Doch sind manche Glomeriden und Juliden mit einem doppelten Hodenschlauche versehen, der in ein gemeinsames Vas deferens übergeht und nicht selten auf seiner ganzen Länge durch zahlreiche Querverbindungen zu einem Organe vereinigt erscheint. Wo nur Ein Hodenschlauch existirt, da ist er häufig mit rundlichen oder länglichen Follikeln besetzt (Fig. 131. *t t*). Das Vas deferens bleibt selten einfach (einige Scolopendriden, Fig. 131. *v*), sondern theilt sich in der Regel, gleich dem Oviducte, in zwei entweder je auf einer kurzen Papille ausmündende (Juliden, Glomeriden) oder sich vereinigende Aeste, die in einen am Hinterleibsende angebrachten kurzen Penis übergehen (Scolopendriden). Der letzte Abschnitt der Ausführgänge ist häufig mit Erweiterungen oder Ausbuchtungen versehen, die zu Ansammlung des Sperma dienen (Fig. 131. *v'*). Dicht vor der Ausmündung inseriren sich noch mehrere Drüsenpaare (Fig. 131. *gl*), unbestimmter Function. In dem Gesammtverhalten des Geschlechtsapparates sind in den getrennten Mündungen ausgedrückte Annäherungen an die Krustenthiere, durch die Bildung ringförmiger Abschnitte Aehnlichkeiten mit den Arachniden unverkennbar.



Die bei den Crustaceen bestehende Umbildung von Gliedmaassen in Begattungsorgane besteht bei den Arachniden nur unter den Spinnen und zwar sind es hier die Palpen, welche bei den Männchen als complicirt gestaltete Organe die Uebertragung des Sperma auf die weibliche Genitalöffnung vornehmen. In wiefern die in beiden Geschlechtern der Scorpione vorkommenden kammförmigen Anhänge des Genitalsegments hierher bezogen werden können, ist noch nicht bestimmbar.

Fig. 130. Weibliche Geschlechtsorgane von Scolopendra complanata. *ov* Ovarium. *gl* Drüsen. (Nach Fabre.)

Fig. 131. Männliche Organe von derselben. *t* Hoden. *v* Vas deferens. *v'* Als Spermatophorenbehälter functionirender Abschnitt des Vas deferens. *s* Samenblase. *gl* Accessorische Drüsen. (Nach Fabre.)

§ 217.

Bei grösserer Mannichfaltigkeit untergeordneter Verhältnisse lassen die Geschlechtsorgane der Insecten im Ganzen einheitlichere Zustände erkennen. Die Organe liegen mit ihren accessorischen Apparaten fast immer im Abdomen, und münden meist unterhalb der Analöffnung am letzten Abdominalsegmente aus. Nur bei den Strepsiptern ist wenigstens die weibliche Genitalöffnung weit nach vorne gerückt. Die Keimdrüsen erscheinen immer paarig angelegt, wenn auch im Laufe der nachembryonalen Entwickelung Annäherungen und Verschmelzungen eintreten. Jede Keimdrüse setzt sich aus einer verschieden grossen Zahl einander gleichwerthiger Abschnitte zusammen, die meist röhrenförmig gestaltet, büschelartig gruppirt sind, und zu gemeinsamen Ausführgängen sich vereinigen. Die in jedem Abschnitte der Keimdrüse sich findenden gleichen Verhältnisse tragen durch Wiederholung zur Mannichfaltigkeit der äusseren Erscheinung des Gesammtapparates nicht wenig bei. Die Ausführgänge beider Keimdrüsen verbinden sich nach verschieden langem Verlaufe und nehmen schon vorher, aus Differenzirungen eines Abschnitts der Wandung entstandene accessorische Organe auf. Bei den weiblichen Individuen sind diese Anhangsorgane der Ausführwege, bald durch taschen- oder blasenartige Theile gebildet, die entweder zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes während der Copula dienen (Bursa copulatrix), oder als Drüsenorgane verschiedenster Art und auch zur Bewahrung des Sperma (Receptaculum seminis) in Verwendung kommen. Beim männlichen Geschlechte besitzen paarige Anhangsdrüsen der Ausführwege bedeutende Ausbildung. Ausser diesen finden sich noch als Samenblasen (Vesiculae seminales) fungirende Anhänge.

Mit dem Ende der Geschlechtswege stehen äussere meist durch Umgestaltung der letzten Metameren entstandene Organe in Verbindung, die bei den Männchen als Begattungsorgane erscheinen, bei den Weibchen in verschiedener Form, zur Ausleitung der Eier und zum Uebertragen derselben auf oder in verschiedene Gegenstände verwendet werden (Legeröhren, Legestachel etc.).

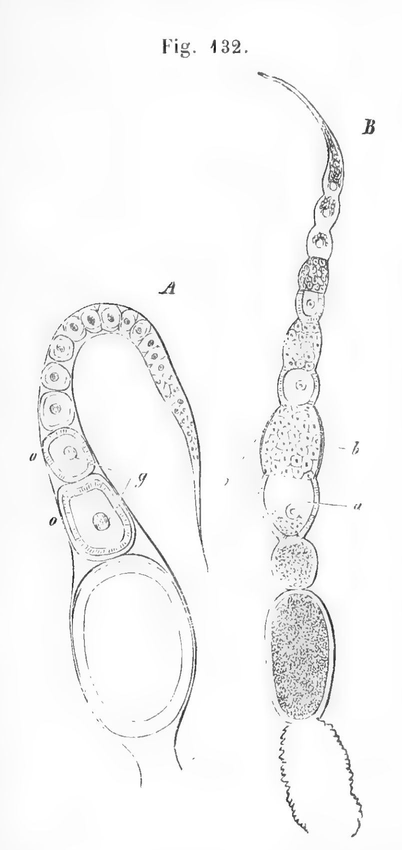
§ 218.

Am weiblichen Apparate ergeben sich die bedeutendsten Modificationen an dem gewöhnlich als »Ovarien« aufgefassten Complexe der Eiröhren.

Die Beziehungen dieser Röhren zur Bildung der Eier sind von den sonst angetroffenen Verhältnissen etwas abweichend. Jede einzelne Eiröhre (Fig. 132) ist an dem einen Ende unter allmählicher Erweiterung an dem »Oviducte« inserirt, während das entgegengesetzte Ende zumeist dünn, häufig sogar in einen feinen fadenförmigen Fortsatz

ausläuft. Bei dem Bestehen zahlreicher Eiröhren werden die freien Enden unter einander verbunden angetroffen. Die Bildungstätte der Eier trifft sich in jenen Endfäden, deren Zellenmassen die Eikeime vorstellen, welche von hier aus allmählich unter fortschreitender Differenzirung der Eiröhre abwärts rücken. Das Ei ist zwar als Zelle bereits in der eigentlichen Bildungsstätte unterscheidbar, aber es nimmt allmählich mit der Eiröhre an Grösse zu, und man trifft demnach die grössten Eier am entferntesten von der Bildungsstätte und am nächsten dem Oviducte gelagert, während von hier aus immer kleinere, jüngere Formationen bis gegen das vorhin erwähnte blinde Ende der Eiröhre sich hinter einander reihen. Die Länge einer Eiröhre steht also im Zusammenhange mit der Zahl der in ihr befindlichen Eier, welche sie in entsprechende Abschnitte oder Kammern theilen. Das allmähliche Herabsteigen der Eier ist nicht nur mit einem Wachsthume verbunden, sondern es erleidet auch die Dottersubstanz mannichfache Veränderungen, und jedes Ei erhält, besonders im letzten Abschnitte der Röhre, eine äussere cuticulare Umhüllung, deren Bildung von der Epithelschichte der Eiröhre ausgeht.

Fig. 132.



Bei diesen Vorgängen muss mit jedem Uebertritte eines Eies ins sogenannte Oviduct ein Theil der Eiröhre sich wieder rückbilden, wodurch das nächst vorhergehende Ei dem Oviducte genähert wird. Die in den blinden Enden der Eiröhren befindlichen Zellen gehen, da die Eizellendifferenzirung zugleich mit einem terminalen Wachsthume der Röhre verbunden ist, auch in die Epithelien der Eiröhren über. Bei manchen Insecten differenzirt sich für jede Eizelle ausser der sie umgebenden Epithellage noch eine Gruppe von Zellen, die den als Keimlager hinter der Eizelle (Fig. 132. *B a*) befindlichen Abschnitt (*b*) der Kammer (*o*) vorstellt, aber von der wachsenden Eizelle allmählich verbraucht wird.

Fig. 132. *A* Eiröhre des Flohes. *o* Ei. *g* Keimbläschen. *B* Eiröhre eines Käfers (Carabus violaceus). *o* Eierfach, in zwei Abschnitte gesondert, davon *a* die Eizelle, *b* das Keimlager bezeichnet. Das Ei des letzten Faches ist entleert, die Eiröhrenwandung collabirt. (Nach Lubbock.)

Eine Eiröhre oder eine Summe derselben entspricht also keineswegs einer blos keimbereitenden Zeugungsdrüse, ist kein ausschliessliches Ovarium, sondern erscheint als ein mit einer viel grösseren Functionsreihe betrautes Organ, von dem nur das blinde Ende einem Ovarium analog ist.

Die Länge oder Kürze der Eiröhren steht mit der Anzahl der Eier in Zusammenhang. Am wenigsten zahlreich sind die Kammern bei den meisten Dipteren, wo nicht selten nur eine, häufiger zwei bis drei vorhanden sind. Auch bei vielen Käfern und Hemipteren kommen nur wenige Kammern vor. Länger erscheinen die Eiröhren der meisten Hemipteren und Hymenopteren, und die grösste Kammerzahl ergibt sich bei den Neuropteren, Orthopteren und endlich bei Schmetterlingen, deren 4 Eiröhren durch zahlreiche Kammern perlschnurartig erscheinen.

Gleich grosse Verschiedenheiten wie in der Kammerzahl ergeben sich in der Anordnung der Eiröhren, die am sogenannten Oviducte sich vereinigen. Bald sind sie in Büscheln vereinigt, bald in Gruppen aufgelöst, bald reihenweise angeordnet.

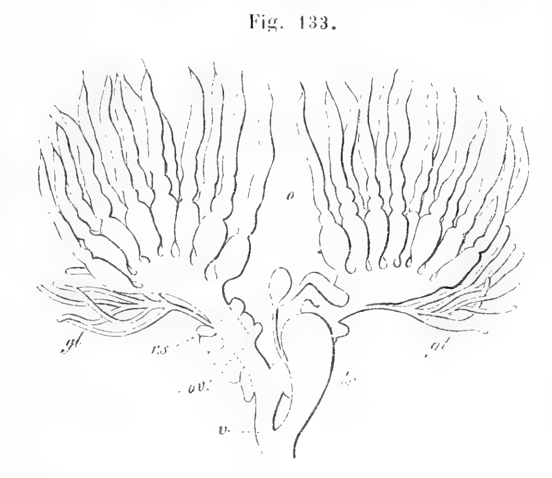
Von den Eiern (Ova) hat man die sogenannten Pseudova unterschieden, welche Bildungen theilweise durch den Mangel eines Keimfleckes charakterisirt sind, wie die Producte der weiblichen Geschlechtsdrüse gewisser Generationen der Aphiden und Cocciden. Da die Organe dieselben sind wie jene, in denen wirkliche Eizellen entstehen, und da dasselbe Individuum Pseudova und wahre Eier zu verschiedenen Zeiten hervorbringen kann, ist es zweckmässig, die Kluft zwischen beiderlei Producten des Eierstocks nicht für so gar tief zu erachten. Jene Gebilde gehören als Glieder in eine bei den Insecten sehr verbreitete Erscheinungsreihe, die mit dem als Parthenogenesis bezeichneten Verhalten beginnt, und bis zu einem scheinbaren Generationswechsel hinführt. Die Gesammterscheinung beruht in einer Emancipation des Eies von der Einwirkung des männlichen Zeugungsstoffes. Im einfachsten Falle besteht an den Eiern keine anatomische Verschiedenheit, ein Theil derselben entwickelt sich ohne vorhergegangene Befruchtung, indess die andern der Befruchtung bedürfen. Die Parthenogenesis der Bienen, Wespen und vieler anderer Insecten gehört hieher. Weiter sondert sich das Verhältniss, indem dasselbe Individuum nicht mehr zur selben Zeit jene Eier producirt, und dann sind die emancipirten Ovarialproducte meist different zusammengesetzt (Pseudova). Noch weiter vertheilt sich die Bildung jener Eier auf verschiedene Individuen, indem ganze Generationen der Einwirkung des Samens auf ihre Zeugungsstoffe entbehren können (Blattläuse), und dabei zugleich auf eine tiefere Organisationsstufe sinken. Endlich entstehen diese Gebilde in einem noch früheren Entwickelungsstadium der Thiere aus der indifferenten Keimdrüse, und dann ist der Fall bei Cecydomyia gegeben, der also ebenso wie die anderen, an die

er unmittelbar sich anschliesst, von einer geschlechtlichen Differenzirung ableitbar ist.

§ 219.

Die beiden meist sehr kurzen Oviducte (Fig. 133. *ov*) vereinigen sich zu einem in der Regel erweiterten Ausführgange, der »Scheide«, mit welcher accessorische Organe, Receptaculum seminis (Fig. 133. *r s*) und Bursa copulatrix (*b c*) verbunden sind. Die nur selten fehlende Samentasche wird durch ein gestieltes Bläschen dargestellt, welches nicht selten paarig (Cicaden und manche Orthopteren), oder sogar dreifach (Dipteren) vorhanden ist. Häufig ist das Receptaculum seminis als gleichmässig weiter, gewundener Blindschlauch gestaltet und zuweilen noch mit einer Anhangsdrüse versehen.

Fig. 133.



Als zweites unmittelbar mit der Scheide verbundenes Organ ist die Begattungstasche (Bursa copulatrix) anzuführen, ein weiter, wie eine Ausstülpung der Scheidenwand erscheinender Blindsack (Fig. 133. *bc*). Die Verbreitung dieses Organes findet sich nur in einzelnen Ordnungen und auch da nicht allgemein. Am beständigsten und nicht selten von sehr beträchtlicher Ausdehnung erscheint die Bursa copulatrix der Käfer, bei denen sie zumeist noch einen engeren Verbindungscanal besitzt. Auch bei den Schmetterlingen mündet sie mit engem Gange in die Scheide, verhält sich aber dadurch eigenthümlich, dass sie ausserdem noch einen weiteren Ausführgang unter die weibliche Geschlechtsöffnung sendet und ihn getrennt von jener dort ausmünden lässt. Die Begattung der Schmetterlinge geschieht durch diesen Canal, während der Uebertritt der Spermatozoën aus der Begattungstasche in das Receptaculum seminis durch den vorhin erwähnten Verbindungsgang mit der Scheide vermittelt wird. Die Einmündungen beider Theile in der Scheide liegen einander gegenüber.

Die accessorischen Drüsenapparate der Scheide bieten gleichfalls mannichfache Form- und Structurverschiedenheiten. Sie bestehen entweder aus einem Paar einfacher und dann meist lang gewundener

Fig. 133. Weibliche Geschlechtsorgane von **Hydrobius fuscipes**. *o* Eiröhren. *ov* Oviduct mit Drüsenanhängen besetzt. *gl* Schlauchförmige Drüsen. *v* Scheide. *bc* Begattungstasche. *rs* Receptaculum seminis. (Nach STEIN.)

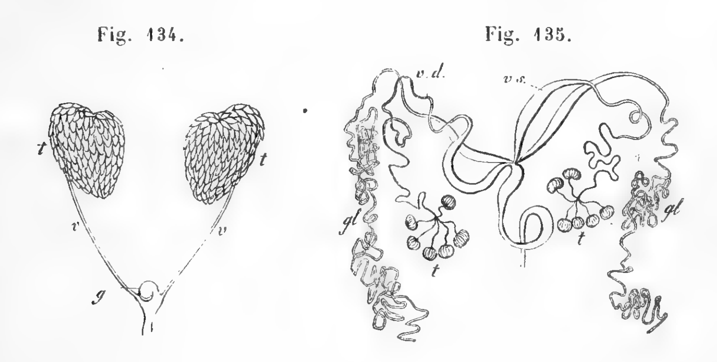
Canäle (Schmetterlinge, viele Dipteren), oder aus wenigen kurzen Blindschläuchen (Wanzen), die auch unpaarig vorkommen können (Cicaden). Andererseits bieten sie reiche Verästelungen und sind dann paarweise vorhanden (Ichneumoniden und Tenthrediniden). Das Secret dieser Organe dient theils zur besonderen Umhüllung der Eier, die dadurch untereinander verklebt oder in eine gemeinsame, an der Luft meist erhärtende Gallertmasse eingebettet werden, theils wird es zur Befestigung der Eier an andere Gegenstände verwendet.

Mit der weiblichen Genitalöffnung stehen in der Regel noch einige wie Klappen erscheinende meist dem neunten Segmente des Abdomen zugehörige Integumentstücke in Verbindung, die in ihren Sculpturen immer genau dem männlichen Begattungsapparate angepasst sind; zuweilen sind sie zangenartig gestellt und bestehen aus seitlich gegeneinander wirkenden Fortsätzen.

§ 220.

Die männlichen Geschlechtsorgane der Insecten wiederholen in ihrer Anlage sehr häufig die Formen der weiblichen Organe, so dass auch die einzelnen Abschnitte in beiden nicht selten einander entsprechen. Die immer paarigen, selten zu Einem Organe verschmol-

Fig. 134. Fig. 135.



zenen Hoden werden ganz nach Art der Ovarien aus Blindschläuchen zusammengesetzt, die wiederum in verschiedener Zahl und Grösse, sowie in mannichfaltiger Anordnung sich unter einander verbinden (Fig. 134. 135. *t*). Häufig ist die Vereinigung der beiderseitigen Hoden bei Schmetterlingen. Beide sind aber hier in früheren Entwickelungszuständen getrennt, sogar in mehrere Abtheilungen unterscheidbar, und

Fig. 134. Hoden und deren Ausführgänge von Acheta campestris. *t* Hoden. *v* Vas deferens. *g* Samenblase.

Fig. 135. Männliche Geschlechtsorgane von Melolontha vulgaris. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *vs* Erweiterter Abschnitt desselben. *gl* Gewundene Anhangsdrüsen.

erst mit der vollständigen Ausbildung findet die allmähliche Vereinigung statt. Zwei einfache, längliche und immer getrennte Hodenschläuche besitzen die Dipteren und Strepsipteren, sowie auch manche Neuropteren. Auch bei manchen Käfern stellt jeder Hoden einen langen, knäuelförmig zusammengewundenen Blindschlauch dar, der dann von einer besondern Membran umgeben wird (Laufkäfer). Aus zahlreichen Schläuchen sind die Hoden der übrigen Insecten zusammengesetzt. So erscheint jeder Hoden der meisten Hemipteren bald aus mehreren, unter einander zu einem fächerförmigen Organe verbundenen, bald aus vielen getrennten Schläuchen bestehend; und diese Form findet auch bei einer grossen Anzahl von Käfern Vertretung. Aus dicht aneinandergereihten und so eine einzige Masse darstellenden Schläuchen oder auch aus runden, traubenförmig gruppirten Bläschen bestehen die Hoden der meisten Orthopteren, und ähnliche Bildungen sind auch bei den Hymenopteren vorhanden.

Die Ausführgänge der einzelnen Hodenschläuche verbinden sich zu Samenleitern und diese jederseits zu einem Vas deferens (Fig. 134. *v*, Fig. 135. *vd*), welches bei enger vereinigten Schläuchen unmittelbar aus letzteren hervorgeht. Die Längenentfaltung beider Samenleiter ist zwar im Allgemeinen nur gering, doch wird sie in manchen Fällen sehr beträchtlich, und dann fungiren die knäuelförmig zusammengewundenen Canäle streckenweise erweitert auch als Samenbehälter (Fig. 135. *vs*). Aus der Vereinigung beider Samenleiter geht ein gemeinsamer Ausführgang (Ductus ejaculatorius) hervor, der gleichfalls bedeutenden Längeverschiedenheiten unterworfen ist, und nicht minder stellenweise zur Ansammlung des Sperma dient.

Die accessorischen Drüsenorgane, in der Regel paarig, erscheinen wie jene des weiblichen Apparates entweder als lange, gewundene Canäle (Fig. 135. *gl*) oder als kürzere büschelförmig gruppirte oder verästelte Schläuche, an verschiedenen Stellen den Ausführwegen angefügt.

Die männlichen Begattungsorgane der Insecten sind den weiblichen ähnlich und werden aus sehr mannichfaltig gestalteten, die Geschlechtsöffnung umfassenden chitinisirten Leisten und klappenartigen Vorrichtungen, die grossentheils aus den letzten metamorphosirten Abdominalsegmenten hervorgehen, zusammengesetzt. Sie theilen sich in solche, welche nur zu einer äusseren Copula dienen, und andere, welche mit einer Ruthe vergleichbar, die Immissio vollziehen. Die letzteren Bildungen werden entweder durch eine äusserlich angebrachte oder von innen aus hervorstreckbare Röhre dargestellt, in welche der Ductus ejaculatorius sich fortsetzt, und die an ihrem Ende häufig noch zangenähnliche Organe trägt. Bei den Käfern ist dies Begattungsorgan von einer im Abdomen verborgenen dickwandigen Chitinkapsel umschlossen, welche häufig eine beträchtliche Grösse und zu ihrer Hervorstreckung und Einziehung besondere Muskelapparate besitzt.

§ 221.

Die Samenelemente der Crustaceen zeigen bei grosser Mannichfaltigkeit der Gestalt eine Uebereinstimmung in der Unbeweglichkeit, wovon die Samenfäden der Cirripedien eine Ausnahme machen. Fadenförmige, aber unbewegliche Samenelemente besitzen ferner die Isopoden, die Amphipoden, auch die Ostracoden, bei letzteren sogar von verhältnissmässig ausserordentlicher Länge. Unter den Schizopoden bestehen (wenigstens bei Mysis) fadenförmige, und zwar gegen das eine Ende zu hakenartig umgebogene Gestalten. Zellenartige Körper sind die verbreitetsten Formen unter den Decapoden und bilden durch Fortsätze mancherlei Eigenthümlichkeiten aus, von denen die radiäre Gestaltung die bemerkenswertheste ist. Auch die Samenfäden mancher Arachniden sowie der Myriapoden scheinen unbeweglich zu sein, wenn auch bei den ersteren die Beweglichkeit innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane erlangt wird.

Die Formbestandtheile des Sperma stellen bei den Insecten bewegliche Fäden vor, die meist nach beiden Enden in einen Fortsatz auslaufen. Eigenthümlich ist die Verbindung dieser Fäden zu Büscheln, oder ihre zweizeilige Aufreihung an ein stäbchenförmiges Gebilde, wodurch ein spermatophorenartiges Verhalten entsteht. Diese Gebilde sind besonders bei Orthopteren beobachtet.

Das Ei wird allgemein durch eine Zelle vorgestellt in deren Protoplasma eine meist sehr reichliche Differenzirung von Dotterkörnchen stattfindet, durch welche die Hauptmasse des Eies gebildet wird. Das Ei empfängt ziemlich allgemein eine feste derbe Hülle, die bei den Insecten häufig besondere Sculpturen besitzt und an gewissen Stellen von Porencanälen (Micropylen) durchbrochen ist.

Leibeshöhle. Fettkörper.

§ 222.

Mit der Differenzirung des embryonalen Körpers entsteht wie bei den höheren Würmern im Mesoderm ein zwischen Darm und Leibeswand sich ausdehnender Hohlraum, die L e i b e s h ö h l e, welche den Arthropoden allgemein zukommt. Obschon von mannichfachen Theilen durchsetzt, ist doch die bei den Annulaten aus der Metamerie des Körpers entspringende Dissepimentbildung gänzlich verloren gegangen, und lässt auch dadurch den Arthropodenorganismus in grösserer Centralisation erscheinen.

In allen Fällen bildet die Leibeshöhle einen Abschnitt des Blutgefässsystems; die bei vielen Würmern vorhandene Perivisceralflüssigkeit wird daher bei den Arthropoden vom Blute repräsentirt.

Von dem weder dem Ectoderm — zur Bildung der Leibeswand, —

noch dem Entoderm — zur Bildung der Darmwand — zugetheilten Formelementen des Mesoderms erhält sich bei den meisten Arthropoden eine Summe von Zellen, welche nicht zu bestimmten Organen verwendet wird. Solche Zellenmassen bleiben an verschiedenen Stellen der Leibeshöhle fortbestehen und finden sich häufig wie andere Bindesubstanz der Arthropoden zwischen den einzelnen in die Leibeshöhle gebetteten Organen.

Bald bleiben alle diese Zellen auf indifferentem Zustande, bilden, indem sie unter einander Verbindungen eingehen, Stränge oder Netze. In der Regel gehen jedoch in diesen Zellen Differenzirungen vor sich. Es entstehen in ihnen Fetttröpfchen, welche entweder die Zellen gleichmässig ausfüllen, oder in grössere Tropfen zusammenfliessen, daher man diese Zellen als Fettkörper zusammenfasst. Zuweilen besitzt dieses Fett eine bunte (gelbe oder rothe) Färbung. Solche fettropfenhaltige Zellen sind bei Krustenthieren beobachtet, besonders bei Entomostraken, wo sie zuweilen im Verhältniss zur Körpergrösse des Thieres recht ansehnlich sind, und eine constante, regelmässige Vertheilung im Körper besitzen. Letzteres gibt der Vermuthung Raum, dass diesen Fetttropfen auch eine hydrostatische Bedeutung zukomme.

Am mächtigsten sind diese Fettablagerungen bei den Insecten entwickelt, wo der Fettkörper, namentlich in den Larvenzuständen, aus ansehnlichen mit Ausläufern unter einander verbundenen Zellen besteht, die besonders den Darm umgebend einen grossen Theil der Leibeshöhle ausfüllen. Dieser Fettkörper bildet die Ablagestätte von Material, welches während des Puppenstadiums zum Theile verbraucht wird, da es beim ausgebildeten Insecte spärlicher vorhanden ist. Die Art der Verbindung der Zellen ist sehr verschieden. Sie kann eine innige sein, so dass der Fettkörper Lamellen bildet, oder zusammenhängende Lappen, welche mit Verzweigungen des Tracheensystemes in Verbindung stehen; oder die Verbindung der Zellen ist lose, und im äussersten Falle können die Zellen auch frei in der Leibeshöhle vorkommen, wo sie nicht mit den um vieles kleineren und indifferenteren Blutzellen verwechselt werden dürfen.

Die Zellen des Fettkörpers der Tracheaten dienen noch zur Ablagerung von Excretionsstoffen, die sich als harnsaure Salze bestimmen liessen. Diese bilden Concremente von krystallinischer Beschaffenheit, sowohl grössere an die Nierenconcremente der Mollusken erinnernde Kugeln, als kleine Körnchen. Sie sind unter den Arachniden bei Milben, ferner bei Myriapoden (Julus, Polydesmus, Glomeris) und sehr verbreitet bei Insecten getroffen worden. Auch bei Crustaceen scheint dieses Verhältniss nicht ganz zu fehlen, indem Aehnliches bei der Wasserassel beobachtet ward. (Leydig.)

Eine eigenthümliche Modification bietet der Fettkörper in den Leuchtorganen der Lampyriden. Diese werden aus Platten von Zellen gebildet, zu denen sowohl reiche Tracheenverästelungen als

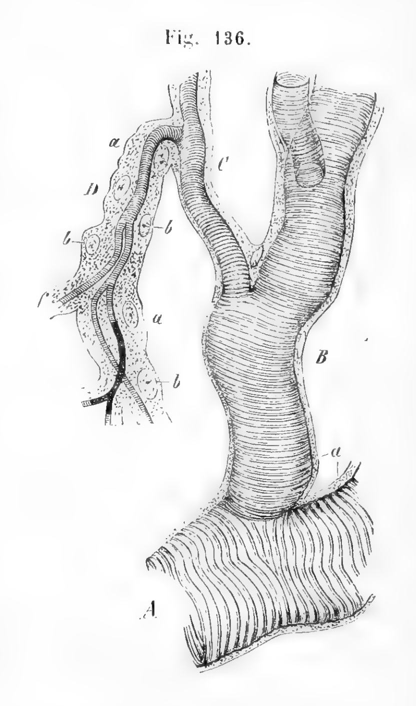
auch Nervenverzweigungen gehen, und werden nach innen von andern nicht leuchtenden Zellen überlagert, die von reichlichen Harnconcrementen durchsetzt sind. Die oberflächliche Lagerung der Leuchtplatten begründet die Annahme, dass sie mehr der Epidermis angehören, so dass die gange Einrichtung aus einer Vereinigung des letzteren mit dem eigentlichen Fettkörper sich zusammensetzt.

Tracheen.

§ 223.

Die Leibeshöhle der Arachniden, Myriapoden und Insecten durchzieht ein luftführendes Röhrensystem, welches in seinen niederen Zuständen keine Beziehung zur Körperoberfläche besitzt. Seine erste Anlage ist nicht völlig sicher gekannt. Der Bau dieser luftführenden Röhren oder Tracheen ist selbst in den verschiedensten Modificationen übereinstimmend. Sie bestehen aus einer äusseren Bindesubstanzschicht (Fig. 136. *a*), die innen von einer mit dem äusseren Integumente in Zusammenhang stehenden Chitinhaut ausgekleidet wird. Die Chitinschichte ist die wesentlichste Bedingung der Elasticität, und bietet bei Zunahme der letzteren beträchtliche Verdickungen, in Form eines ins Tracheenlumen vorspringenden Spiralfadens. An einzelnen Stellen bilden die Tracheen sackförmige Erweiterungen, dann ist jene spiralig angeordnete Verdickungsschichte unterbrochen, d. h. ihre Ablagerung ist nur an einzelnen unzusammenhängenden Stellen erfolgt.

Fig. 136.



Die äusseren Oeffnungen (Stigmata) der Tracheen sind paarig zu beiden Seiten des Körpers in wechselnder Zahl gelagert und können an jedem Körpersegmente vorhanden sein. Jedes **Stigma** stellt eine ovale, von ringförmiger Verdickung des äusseren Chitinskelets umgebene Spalte vor, die durch Klappenvorrichtungen geöffnet oder geschlossen werden kann. Besondere, am Anfange des Tracheenstammes inserirte Muskeln dienen zur Bewegung der

Fig. 136. *A* Stück eines Tracheenstammes mit Verzweigungen *B, C, D*. Von einer Raupe.

Klappen. Jeder Tracheenstamm löst sich früher oder später in ein Büschel kleinerer Aeste auf, aus denen wieder feinere, die Organe mit einem dichten Netze umspinnende Zweige hervorgehen. Die Art der Verzweigung wie die Länge und Stärke der Aeste ist sehr verschieden. Durch Verbindung einzelner Tracheenstämme unter einander kann ein längs oder quer gerichtetes Röhrensystem den Körper durchziehen, aus dem erst secundär feinere Verzweigungen entspringen.

Durch die Tracheenverbreitung im Körper werden die Athmungsverhältnisse der Tracheaten von denen der Branchiaten wesentlich verschieden gestaltet. Das zu respirirende Medium wird im ganzen Organismus vertheilt, und nicht nur die überall die Tracheen umspülende Blutflüssigkeit kann den Gasaustausch vollziehen, sondern selbst an den Geweben kann ein unmittelbarer Athmungsact stattfinden, da die Tracheenvertheilung bis in diese hineindringt und sogar zu den Formelementen in Beziehungen tritt. Während bei den Kiemen das Blut die Athmungsorgane aufsucht, so suchen bei den Tracheen, wie Cuvier bezeichnend sich ausdrückte, die Athmungsorgane das Blut auf. Das gilt jedoch nicht für alle Fälle, indem durch eine Reduction der Tracheen eine Beschränkung und engere Begrenzung der respiratorischen Stellen stattfindet und damit die diffuse Athmung zu einer localen wird. Das Blut hat dann, wie bei den Kiemen, die Athmungsorgane aufzusuchen. In dieser Weise beeinflusst das Verhalten der Tracheen den Kreislauf, dessen Organentfaltung besonders bezüglich der peripherischen Bahnen zu den Athmungsorganen im Verhältnisse der Abhängigkeit steht. Ausser der Athmung dient das mit Luft gefüllte Röhrensystem der specifischen Erleichterung des Körpers und ist in dieser Beziehung bei den im Wasser lebenden Zuständen der Insecten von nicht minderem Belange als bei jenen, die des Fluges sich erfreuend, durch besondere Vorrichtungen eine Vermehrung oder Minderung des Luftvolums im Tracheensystem bewerkstelligen können.

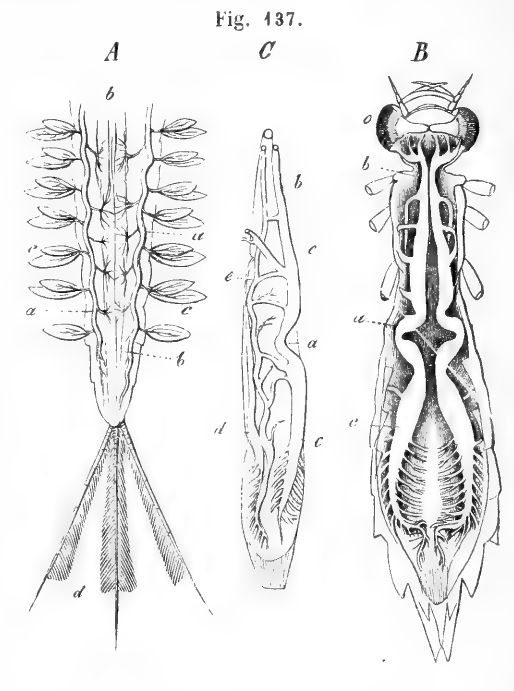
§ 224.

In dem specielleren Verhalten des Tracheensystems ergeben sich zwei wesentlich differente Befunde. Den einen respräsentirt ein geschlossenes Röhrensystem; im anderen communicirt dasselbe mittelst der Stigmen nach aussen.

Das geschlossene Tracheensystem findet sich in den im Wasser lebenden Larvenzuständen vieler Insecten, vorzüglich aus den Abtheilungen der Pseudoneuropteren, der Neuropteren und der Dipteren. Zwei Längsstämme bilden die Grundlage. Sie verzweigen sich sowohl an beiden Enden, wie auch mit Aesten, die sie auf ihrem Wege den Metameren entsprechend entsenden. Sowohl die Leibeswand als die in der Leibeshöhle liegenden Organe, vorzüglich der Darm, werden von diesen Tracheenverzweigungen versorgt. Mit der Entstehung der Tracheenkiemen (§ 188) bilden sich in diese Anhänge reiche Tracheen-

verzweigungen und lassen dieselben als den vorzugsweisen Sitz der Athmung erscheinen, für welche die bei der Blättchenform jener Kiemen stattfindenden Bewegungen in Förderung des Wasserwechsels von Wirkung sind. Bei Ausbildung der Tracheenverzweigung am Enddarme entstehen auch da Oberflächenvergrösserungen, wie bei den Larven der Libellen, wo zahlreiche in Längsreihen angeordnete Lamellen eine bedeutende Complication herstellen. Durch die Bewegungen einer Klappvorrichtung an der Analöffnung werden diese inneren Tracheenkiemen beständig mit Wasser bespült. Dieses gegenwärtig ziemlich isolirt stehende Verhältniss scheint der Rest eines ursprünglich viel verbreiteteren Zustandes zu sein, wie die im Enddarme vieler Insecten vorkommenden als Rudimente von Tracheenkiemen zu deutenden Vorsprünge andeuten (vergl. § 207).

Fig. 137.



Die grosse Verbreitung des geschlossenen Tracheensystems wie daran in Anschluss die auch bei andern Insecten häufig vorkommenden Längsstämme lassen die vorhin geschilderte Anordnung als einen primitiven Zustand, und das geschlossene Tracheensystem als den Vorläufer des offenen erscheinen. Bezüglich des Ueberganges des ersteren in das Letztere verweise ich auf meine in den Grundzügen 2. Aufl. S. 441 ausgeführte Hypothese.

Mit dem Auftreten der Stigmen werden Umänderungen in der Anordnung der Stämme bemerkbar. Die Längsstämme sinken zu Verbindungscanälen zwischen den von den Stigmen entspringenden Stämmen, und einzelne Verzweigungen wandeln sich in Querstämme um,

Fig. 137. *A* Hintertheil des Körpers der Larve von Ephemera vulgata. *a* Längstracheenstämme. *b* Darmcanal. *c* Tracheenkiemen. *d* gefiederte Schwanzanhänge. *B* Larve von Aeschna grandis. Der dorsale Theil des Integuments ist entfernt. *a* Obere Längstracheenstämme. *b* Vorderes Ende derselben. *c* Hinterer, auf den Enddarm sich verzweigender Abschnitt. *o* Augen. Die mittlere Figur stellt den Darmcanal derselben Larve von der Seite dar. *d* Unterer seitlicher Tracheenstamm. *e* Communication mit dem oberen Stamme. *a b c* wie in *B*. (Nach Suckow.)

die oft eine regelmässige Anordnung besitzen. Auch die Zahl und Lage der Stigmen ist für die Anordnung der Tracheen von grossem Einfluss. Sehr wechselnd sind die Stigmata besonders bei den im Wasser lebenden Larven vieler Dipteren. Manche besitzen deren nur zwei, am Hinterleibsende zuweilen auf einer »Athemröhre« angebracht. Bei anderen kommen noch zwei vordere (am zweiten Metamer) dazu. Bei den meisten übrigen Larven ist eine grössere Anzahl auf die Metameren vertheilter Stigmen vorhanden. Beim ausgebildeten Insect lagern die Stigmen meist in der weicheren Membran zwischen zwei Körpersegmenten, am Abdomen zuweilen so weit aufwärts gerückt, dass sie von den Flügeln bedeckt werden (Käfer). Fast immer zeigen sich bedeutende Verschiedenheiten von der Anordnung im Larvenstadium. An Zahl reducirt sind sie bei den im Wasser lebenden Hemipteren, wo nur ein hinterstes zuweilen in lange Halbrinnen fortgesetztes und damit eine Athemröhre bildendes Paar besteht (Nepa, Ranatra).

Die von den Stigmen meist an einem gemeinsamen kurzen Stamme entspringenden Tracheen verlaufen entweder als blindgeendigte unverzweigte Canäle, oder sie bilden Verästelungen. Sowohl auf Strecken der Hauptstämme wie der Aeste und Zweige können sie die obenerwähnten Tracheenblasen bilden, deren Entfaltung mit der Ausbildung des Flugvermögens in Causalnexus steht. In ausserordentlicher Anzahl findet man sie bei Käfern (Lamellicornier), minder zahlreich, aber umfänglicher treten sie bei Schmetterlingen, Hymenopteren und Dipteren auf, bei letzteren zuweilen durch ein grosses, fast das Abdomen füllendes Blasenpaar repräsentirt.

§ 225.

Mit den Insecten theilen die Myriapoden die allgemeine Einrichtung des Tracheensystems. Die entweder an der Bauchfläche oder mehr seitwärts gelagerten Stigmata führen in Tracheenstämme, die in der Regel nach der Zahl der Metameren vertheilt sind. Am einfachsten verhalten sich die Tracheen bei Julus. Von jedem Stigma geht ein Tracheenbüschel ohne jede Verzweigung zu den Eingeweiden. Bei Glomeris dagegen bieten die Tracheen Verzweigungen, und bei den Chilopoden gehen sie sowohl Längs- als Queranastomosen ein, und erreichen damit die gleiche Anordnung wie bei vielen Insecten.

Unter den Arachniden schliessen sich die Galeoden bezüglich des Tracheensystems am meisten an die Insecten, indem die einzelnen Tracheen durch seitliche Längsstämme verbunden sind. Durch nur drei Stigmenpaare wird andererseits die Verwandtschaft mit den übrigen Arachniden-Abtheilungen kundgegeben. Eine bemerkenswerthe Umbildung erleidet das Tracheensystem durch die baldige Theilung eines von einem Stigma entspringenden Tracheenstammes in eine grosse Anzahl kurzer, lamellenartig abgeflachter und wie Blätter eines Buches

an einander liegender Aeste, wodurch das ganze Organ auf einen kleinen Raum beschränkt wird. Solche Blättertracheen hat man als »Lungen« bezeichnet. Vier Paare derselben münden bei den Scorpionen auf der Ventralfläche des Abdomens aus. Zwei Paare besitzen die Geisselscorpione (Fig. 113. *tr*) und die Vogelspinnen. Bei den übrigen Spinnen ist nur ein Paar ausgebildet, dessen Stigmen am Vordertheil des Abdomens ventralwärts liegen. Ein zweites Stigmenpaar führt bei manchen Spinnen nahe hinter dem ersten gelagert in Tracheen, die in zwei terminal mit feinsten Röhrchen besetzte Hauptröhren endigen (Argyroneta, Dysdera, Segestria). Bei anderen ist dieses Stigmenpaar verschmolzen und liegt vor den Spinnwarzen. Meist gehen von der Stigmahöhle vier Röhren aus, die entweder verzweigt (Thomisus) oder einfach verlaufend endigen (Tegeneria, Clubiona, Lycosa, Epeira).

Nur ein Stigmenpaar besitzen die Opilioniden, deren Tracheen durch reiche Verzweigung sich auszeichnen. Ebenso reducirt ist die Stigmenzahl bei den Milben, von denen viele (z. B. Sarcoptes, Pentastomum) des Tracheensystems gänzlich entbehren, womit auch die Pycnogoniden übereinstimmen.

Gefässsystem.

§ 226.

Dieses bei den Würmern zu einer hohen Ausbildung gelangte Organsystem erscheint bei den Arthropoden in manchen Beziehungen auf einer niederen Stufe, vor allem dadurch, dass die Leibeshöhle allgemein einen Abschnitt der Blutbahn bildet. Es besteht daher auch keine Verschiedenheit zwischen dem Blute und einer perienterischen Flüssigkeit.

Bedeutendere Ausbildung bietet meist nur ein dorsal gelagerter Gefässstamm, der als Herz fungirt und dem dorsalen Blutgefässstamm der Würmer homolog zu sein scheint, von welchem einzelne Strecken gleichfalls als Herzen fungiren. Eine Verschiedenheit gibt sich in der gelösten Verbindung mit dem Darme kund. Durch den Herzschlauch wird das Blut entweder nach vorne zu bewegt, oder nach beiden Enden des Körpers. Diesem dorsalen Herzschlauche der Arthropoden fehlen jedoch zuleitende Gefässe, und das in ihn eintretende Blut nimmt seinen Weg durch spaltartige venöse Ostien, so dass, wie sehr auch in einzelnen Abtheilungen eine peripherische Blutbahn, sei es durch Fortsetzungen und Verzweigungen arterieller Gefässe, sei es durch Sonderungen gefässartiger Canäle aus Strecken der Leibeshöhle, ausgebildet erscheinen mag, dicht am Herzschlauche eine aus einem Abschnitte der Leibeshöhle entstandene Sinusbildung zu Stande kommt. Dieser Pericardialsinus erscheint damit als der Rest einer ursprünglich weiter ausgedehnte Blutsinusse darstellenden Leibes-

höhle, und lässt die bei vielen Arthropoden herrschende geringe Entwickelung der Blutbahn nicht als eine Rückbildung aus dem vollkommenen Zustande, sondern als einen auf geringe Ausbildung sich beziehenden niederen Zustand erscheinen. Wie nun die einfache Form des Gefässapparats mit den bei Würmern realisirten Einrichtungen zu verbinden ist, kann für jetzt noch nicht festgestellt werden.

Complicationen der Blutbahnen gehen aus der Localisirung der Athemfunction hervor. Wo immer gesonderte Gefässwandungen an den Blutbahnen fehlen, geschieht die Strömung des Blutes doch stets in bestimmter, genau eingehaltener Richtung.

Die Blutflüssigkeit der Arthropoden ist in der Regel farblos, nur bei einigen Insecten erscheint sie durch Färbung des Plasma grünlich oder roth gefärbt. Die geformten Bestandtheile des Blutes sind indifferente farblose Zellen von sehr veränderlicher Form und Grösse. Manchen (niedern Crustaceen) fehlen sie. Die Blutzellen der Insecten sind häufig durch ihren Reichthum an feinen Fettmolecülen ausgezeichnet, dürfen jedoch mit den oftmals gleichfalls freien Zellen des Fettkörpers nicht verwechselt werden.

§ 227.

Als einfachste Form eines Kreislaufapparates besteht bei den Krustenthieren ein kurzes schlauchförmiges Herz (vergl. Fig. 119. *c* von Daphnia), welches über dem Darmcanale im Vordertheile des Körpers gelagert, durch zwei seitliche Oeffnungen Blut aufnimmt, und durch einen vorderen kurzen Gefässstamm den Kopforganen, speciell den Gehirnganglien zuleitet. In regelmässigen Strömen vertheilt sich die Blutmasse durch den Körper, und gelangt an den vorzugsweise der Athemfunction dienenden Theilen vorbei wieder zum Herzen, um durch dessen Spaltöffnungen aufgenommen zu werden. Diese Form des Circulationsorgans charakterisirt Copepoden und Daphniden, kommt aber auch den Larvenzuständen der höheren Ordnungen zu, und findet sich selbst mit wenigen Modificationen bei Entwickelungszuständen der Decapoden. Der Kreislauf ist ein rein lacunärer, und ausser dem Ansatze zu einem nur selten mehrfach verzweigten, vorderen Arterienstamme existiren keinerlei Gefässe.

Eine weitere Entwickelung zeigt das Herz bei den Phyllopoden. Es erscheint als längerer Schlauch, der eine mehrfache Wiederholung des einfachen Herzens der Daphnien bildet, indem er eine Mehrzahl von venösen Ostien (bis zu 20 Paaren bei Artemia) besitzt. Der Herzschlauch ist somit in einzelne Kammern gegliedert, diese entsprechen aber nicht genau den Metameren, vielmehr trifft eine grössere Anzahl der letzteren auf je eine Kammer. Die Gliederung erscheint damit als eine selbständige, was vielleicht als eine spätere Einrichtung anzusehen ist. Nur an dem vordersten Ende geht ein Arterienstamm

hervor und übergibt das Blut der Lacunenbahn der Leibeshöhle. Das Herz der Arthrostraken durchzieht einen grossen Theil der Länge des Körpers bei den Amphipoden und Isopoden, bei ersteren in den auf den Kopf folgenden Metameren gelagert, bei letzteren weit nach hinten gerückt. Entweder wird nur ein vorderes Gefäss, oder auch noch ein hinteres entsendet. Verzweigungen kommen nur dem ersteren zu und sind auf die Kopfgegend beschränkt. Die Zahl der Ostien ist bei Amphipoden sehr verschieden (Phronima hat 3, Caprella 5, Gammarus 7 Paare).

Einen einfachen Herzschlauch mit nur zwei seitlichen Ostien besitzen die Larven der Thoracostraken. Aus ihm geht allmählich eine complicirtere Form hervor, die nach zwei Richtungen hin ausläuft. Die eine davon repräsentiren die Stomapoden, deren Herz sich in die Länge streckt, und unter Vermehrung der venösen Ostien anfänglich nur nach vorn und hinten einen Arterienstamm absendet. Da nur die vordere Arterie sich verästelt, die hintere dagegen eine weite offene Mündung besitzt, so wird dadurch eine Wiederholung der bei den Arthrostraken vorhandenen Einrichtung gegeben, bis später nicht blos die vordere und die hintere Arterie reichlichere Verzweigungen bilden, sondern auch vom Herzen selbst eine grössere Anzahl seitlicher Arterienstämmchen abtreten.

Den zweiten Typus bieten die Schizopoden und Decapoden. Das Herz hat auch bei dem Besitze mehrerer Ostienpaare eine concentrirtere Gestalt, und eine Theilung des Binnenraumes in aufeinander folgende Kammern ist nicht mehr unterscheidbar. Die anfängliche Gliederung ist in eine einheitlichere Bildung übergegangen. Auch in der Lagerung der mehrfachen Spalten ist dieses Verhalten ausgedrückt, da ihre Paare nicht mehr gleichmässig sich folgen, sondern verschiedenartig gruppirt sind. Das Herz der Larven tritt jedoch als ein dünnwandiger Schlauch nur mit einem Spaltenpaare auf, und setzt sich nach vorne und hinten in einen einfachen Gefässstamm fort. Der vordere theilt sich in drei Aeste, die bei Verkürzung des Stammes auch unmittelbar vom Herzen entspringen, der hintere bleibt einfach. Das Herz erscheint entweder nur vorübergehend langgestreckt, oder es tritt sogleich in einer mehr gedrungenen Form auf. Seine Lage hat es sowohl bei Schizopoden als Decapoden im hinteren Theile des Cephalothorax.

Auch an der arteriellen Blutbahn bilden sich neue Abschnitte, während der ganze venöse Theil nur durch Lacunen vertreten wird. Auf dieser Stufe bleibt das Gefässsystem der Schizopoden stehen (Mysis), während die Decapoden die einzelnen Stadien der Schizopoden ontogenetisch durchlaufen. An der ausgebildeten Form eines langschwänzigen Decapoden finden wir den muskulösen Herzschlauch (Fig. 138. *c*) von einem deutlich ausgebildeten Pericardialsinus (*pc*) umgeben, aus welchem das Blut durch drei Paare symmetrisch vertheilter Spaltöffnungen in ersteren

tritt. Vom Herzen entspringen drei vordere Arterienstämme und ein hinterer Stamm. Der vordere mittlere (*ao*) verläuft ohne bedeutende Verzweigung zum Gehirn und zu den Augen (*o*), die beiden seitlichen (*aa*) vertheilen reichliche Aeste an Geschlechtsorgane, Leber und Antennen. Der vom hinteren Ende des Herzens abgehende Arterienstamm theilt sich in zwei über einander liegende Aeste, die auch getrennt vom Herzen entspringen können. Der dorsale (*ap*) versorgt bei Brachyuren gabelförmig gespalten die Muskulatur des Rückens und Schwanzes. Der andere, ventrale Ast (*a*) wendet sich sogleich nach seinem Ursprunge abwärts, und theilt sich in einen nach vorne und einen nach hinten laufenden Zweig, welch' beide vorzüglich für die Gliedmaassen bestimmte Verzweigungen absenden. Ausser dem hinteren medianen Arterienstamme finden sich zuweilen noch zwei kleinere vor. Das sehr entwickelte Capillarsystem geht allmählich in rückführende Canäle (Körpervenen) über, welche sich zunächst auf der ventralen Seite in mehrere Stämme sammeln, und damit (*v*), in einen weiten an der Kiemenbasis (im sogenannten Sternalcanal) gelegenen Ventralsinus sich vereinigen. Jede Kieme (*br*) erhält von da aus ein zuführendes Gefäss (Kiemenarterie). Nach dem Kreislaufe durch die Kiemen gelangt das

Fig. 138.

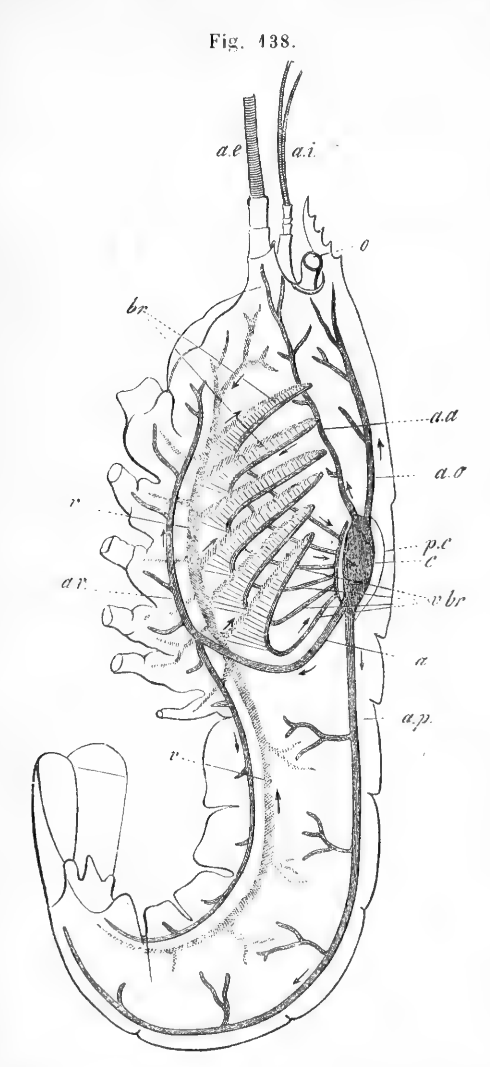


Fig. 138. Schematische Darstellung des Circulationsapparates vom Hummer. *o* Auge. *ae* Aeussere Fühler. *ai* Innere Fühler. *br* Kiemen. *c* Herz. *pc* Pericardium. *ao* Mittlere vordere Körperarterie. *aa* Leberarterie. *ap* Hintere Körperarterie. *a* Stamm der Baucharterie. *av* Vordere Baucharterie. *v* Ventraler Venensinus. *v br* Kiemenvenen. — Die Pfeile deuten die Richtung der Blutströme an.

Blut in ausleitende Canäle (Kiemenvenen) (*vbr*), deren jederseits 6—7 zum Pericardialsinus emporsteigen und dort häufig trichterförmig erweitert münden.

Als besondere Differenzirungen des Herzens sind die Klappen der venösen Ostien anzusehen, die an den langgestreckten Herzformen zur Scheidung in einzelne Kammern beitragen.

Mehrere dieser verschiedenen Formzustände vereinigt der Circulationsapparat der Pöcilopoden, deren langgestrecktes Herz in einem Pericardialsinus liegt, und von daher durch 7 Ostienpaare Blut empfängt, aber nicht blos vorne und hinten, sondern auch seitlich Arterienstämme entsendet. Durch letztere Einrichtungen werden Verbindungen mit den Tracheaten hergestellt.

§ 228.

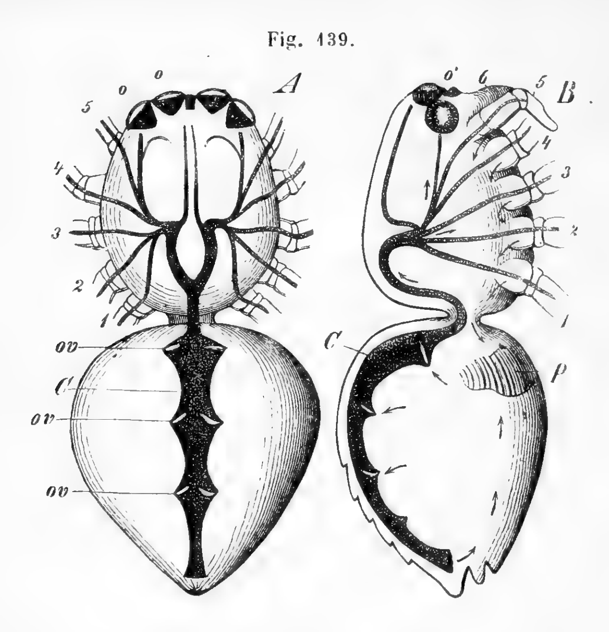
Die Kreislauforgane der Tracheaten zeigen mit jenen der Crustaceen mit langgestrecktem vielkammerigem Herzen einige Uebereinstimmung, und die Verschiedenheiten begründen sich mehr auf den Grad der Entwickelung eines vom Herzen ausgehenden Gefässsystems. An diesem macht sich wiederum eine Beziehung zu den Athmungsorganen geltend, indem eine Beschränkung der letzteren auf kleinen Raum von einer vollkommneren Entfaltung von Blutgefässen begleitet wird, indess die Vertheilung von respiratorischen Organen im ganzen Körper mit geringerer Ausbildung der Arterien sich verbindet.

Bei den Arachniden treffen wir die Scorpione mit dem complicirtesten Circulationsapparate ausgestattet. Das von einem Pericardialsinus umgebene Herz erscheint im Einklange mit der Leibesform der Thiere beträchtlich in die Länge gestreckt und in 8 Kammern getheilt, die durch seitliche Muskeln (Flügelmuskeln) befestigt werden. In jede Kammer führt ein Paar dem Rücken zugewendeter Spalten (venöse Ostien), die durch nach innen vorspringende Klappen verschliessbar sind. Vorne wie hinten gehen arterielle Gefässe als directe Verlängerungen des Herzens ab, wovon das vordere Gefäss, die Kopfarterie, in den Cephalothorax eintritt, indess das hintere zum Schwanze verläuft. Ausserdem entspringt noch eine Anzahl lateraler Arterien dicht an den venösen Ostien und vertheilt sich an die benachbarten Organe. Von den zahlreichen, der Kopfarterie entstammenden Aesten stellen zwei einen den Oesophagus umgebenden Gefässring dar, von welchem sich eine rücklaufende Arterie (Arteria supraspinalis) auf dem Bauchmark bis zu dessen Ende unter Abgabe reichlicher Zweige erstreckt. Das venöse Blut sammelt sich ähnlich wie bei den höheren Crustaceen in einem der Bauchfläche dicht aufliegenden Behälter und wird von diesem aus zu den Athmungsorganen geführt. Ehe das Blut von daher in das Herz gelangt, passirt es den Pericardialsinus.

Bei den übrigen Arachniden erscheint der mehrkammerige Herz-

schlauch in reducirter Form. Er liegt stets im Abdomen, bei den Araneen und Opilioniden mit drei Paaren seitlicher Ostien, durch die er in Kammern geschieden wird. Von der vordersten Kammer setzt sich eine Arterie in den Cephalothorax fort, welche bei Lycosa sich

Fig. 139.



in zwei Aeste spaltet (Fig. 139) und von jedem derselben Zweige für die Augen und für die Gliedmaassen entspringen lässt. Die hinterste Kammer öffnet sich am Ende des Abdomens, der hier sich ergiessende Blutstrom entspricht demjenigen, welcher bei den Scorpionen durch die Caudalarterie vertheilt wird. Bei dem Mangel eines Pericardialsinus findet das Blut sowohl auf dem Wege zu den Athemorganen, als auch von diesen zum Herzen nur lacunäre Bahnen vor.

Unter den Pycnogoniden ist dieser Apparat nur auf ein dreikammeriges Herz beschränkt, zu welchem zwei Ostienpaare führen, und bei den Milben scheint sogar das Herz nicht zur Entwickelung zu kommen.

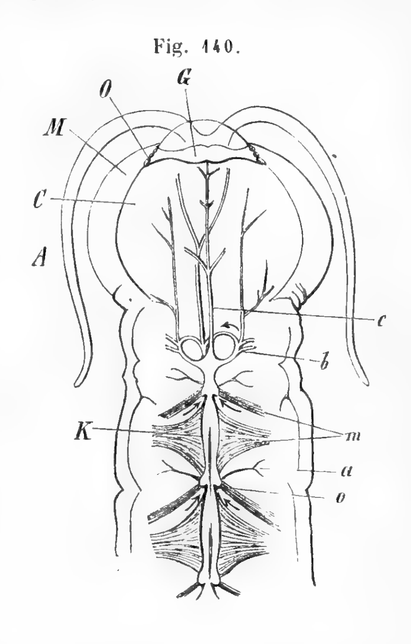
§ 229.

Am Herzen der Myriapoden äussert sich durch die gleichartige Ausdehnung in der ganzen Körperlänge und die beträchtliche Vermehrung der Kammerzahl der Zusammenhang der äusseren Gliederung des

Fig. 139. Circulationsorgane von Lycosa. *A* Das Thier von oben, *B* in seitlicher Ansicht. *o* Augen. 1 2 3 4 5 6 Gliedmaassen. *P* Blättertracheen. *C* Herz. *ov* Venöse Ostien des Herzens. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an. (Nach Claparède.)

Körpers mit der inneren Organisation. Die Kammern (Fig. 140. *K*) sind wieder durch Klappen an den einzelnen venösen Ostien, (*o*) von einander abgegrenzt, und werden durch ansehnliche Flügelmuskeln (*m*) befestigt. Von jeder Kammer gehen paarige besonders bei Scolopendern ausgebildete Arterienstämme für die betreffenden Körpersegmente hervor. Sie entspringen fast in gleicher Höhe mit den venösen Ostien. Bei den Juliden sind diese Arterien doppelt, da jede Kammer aus zwei ursprünglich getrennten verschmilzt. Aus der vordersten Kammer entspringen drei Stämme, deren mittlerer (*c*) sich im Kopfsegmente verbreitet, während die beiden seitlichen (*b*) den Oesophagus umfassen. Aus ihrer Vereinigung bildet sich ein grösserer, dem Bauchmarke aufliegender Stamm, der wie bei den Scorpionen bis zum letzten Ganglion der Bauchkette verläuft und zahlreiche Aeste absendet. Von einem Venensysteme scheint keine Spur vorhanden zu sein, und in dem Mangel eines Pericardialsinus zeigt sich an dem ganzen Apparate eine Mischform des unter den Arachniden auf Scorpione und Araneen vertheilten Verhaltens.

Fig. 140.

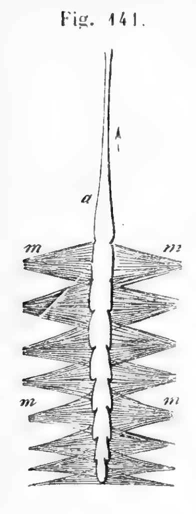


§ 230.

Der Circulationsapparat der Insecten zeigt im Vergleiche mit den andern Tracheaten die grösste Reduction. Er beschränkt sich nur auf das als Rückengefäss bezeichnete Herz und eine davon ausgehende Verlängerung als Körperarterie. Das im Abdomen liegende Herz wird durch Flügelmuskeln (Fig. 141. *m*) an die Leibeswand, zuweilen auch (bei Muscidenlarven) an Tracheen befestigt. Es besitzt eine bei Larven äusserlich oft sehr wenig deutliche Theilung in Kammerabschnitte mit metamerer Bedeutung, theils durch die Anordnung jener Muskeln, theils durch die Lagerung der spaltförmigen venösen Ostien ausgedrückt. Die

Fig. 140. Kopf und zwei Körpersegmente von Scolopendra mit dem vordersten Abschnitte des Blutgefässsystems. *C* Kopf. *G* Oberes Schlundganglion. *O* Augen. *M* Mandibeln. *A* Antennen. *K* Kammern des Herzens. *m* Flügelmuskeln. *o* Venöse Ostien. *a* Laterale Arterien. *b* Arterienbogen. *c* Kopfarterie. (Nach Newport.)

Schwankungen in der Zahl dieser Kammern sind nicht sehr bedeutend, bei den meisten stellt sie sich auf acht, sehr selten sich darüber erhebend, häufiger darunter sinkend. Das durch die Ostien in den Herzschlauch aufgenommene Blut wird durch die Kammersystole nach vorn getrieben, gelangt somit von Kammer zu Kammer, und von der vordersten in die Körperarterie, wobei die als Klappen fungirenden taschenförmigen Einstülpungen der Ostienränder den Rücktritt verhindern.



Die Körperarterie (Fig. 141. *a*) ist die unmittelbare Fortsetzung des Herzens und besitzt einen mit diesem gleichen Bau wenigstens an ihrem hinteren Abschnitte. Sie verläuft gerade nach vorn gegen das Gehirn und ist von da an in ihrem näheren Verhalten noch keineswegs genau bekannt. Ob eine für einzelne Insecten angegebene Verzweigung des Vorderendes eine allgemeine Erscheinung ist, bleibt unentschieden. Jedenfalls durchläuft das Blut sehr bald eine lacunäre Bahn zwischen den einzelnen Organen in regelmässigen Strömen, wie an durchsichtigen Insectenlarven leicht zu beobachten ist, und sammelt sich wieder in der Nähe des Herzens zum Eintritte in die venösen Ostien an. Auf diesem Wege sind die einzelnen Bahnstrecken zuweilen so scharf abgegrenzt, dass z. B. in den Gliedmaassen, gefässartige Räume zu entstehen scheinen.

Indem die Flügelmuskeln nicht unmittelbar an die Herzwand, sondern an besondere dieser aufliegende Zellen sich ansetzen, und sich zugleich in ein das Herz umgebendes Maschenwerk verflechten, entsteht darunter ein Hohlraum, der einem Pericardialsinus ähnlich ist.

Fig. 141. Herz von Melolontha. *a* Arterie aus der vordersten Kammer entspringend. *m* Flügelmuskeln. (Nach BURMEISTER.)

Sechster Abschnitt.

Mollusken.

Allgemeine Uebersicht.

§ 231.

Für den Stamm der Mollusken bietet sich im allgemeinen Verhalten des Körpers wie seiner Organe eine scharfe Begrenzung dar. Durch den Mangel einer deutlich ausgesprochenen Metamerie erscheint der Körper einheitlicher als bei Arthropoden und bei Annulaten unter den Würmern, wenn auch in mancherlei Organen noch erkennbare Spuren einer Zusammensetzung aus mehrfachen gleichwerthigen Abschnitten bestehen. Die Lagerung des centralen Nervensystems über dem Schlunde und seine Verbindung mit einem unterhalb des letzteren liegenden Ganglion, welches niemals in eine Ganglienkette aufgelöst ist, ergänzt im Zusammenhalte mit einem, wenn vorhanden stets dorsal gelagerten Herzen den typischen Charakter dieser Abtheilung, wozu endlich noch die allgemein verbreitete Entfaltung von Schalenbildungen kommt.

Der Mangel engerer Verknüpfung mit anderen Thierstämmen sowie die selbst zwischen den einzelnen hier vereinigten Classen bestehende Kluft, findet in dem palaeontologisch frühzeitigen Auftreten der meisten Classen der Mollusken zureichende Erklärung, welche zugleich die gegenwärtig lebenden Weichthiere als einen ausserordentlich kleinen Bruchtheil des formenreichen nur in wenigen Abtheilungen fortgesetzten Thierstammes erscheinen lässt. So ist die Phylogenie der Mollusken keineswegs klar und nur die auf eine Metamerie des Körpers sich beziehenden Verhältnisse der inneren Organisation lassen eine Abstammung von gegliederten Organismen erkennen, deren lebende Nachkommen anderntheils unter den Würmern zu suchen sind.

Die einzelnen noch existirenden Zweige des Molluskenstammes lassen sich in folgender Weise darstellen:

I. Brachiopoda[1]).

Ecardines.

Lingula.

Testicardines.

Terebratula, Orbicula, Crania.

II. Lamellibranchiata.

Asiphonia.

Ostrea, Anomia, Pecten, Mytilus, Arca, Anodonta, Unio.

Siphoniata.

Chama, Cardium, Cyclas, Venus, Tellina, Mactra, Solen, Pholas, Teredo.

III. Cephalophora.

Scaphopoda.

Dentalium.

Pteropoda.

Thecosomata.

Hyalea, Cleodora, Chreseis, Cymbulia, Tiedemannia.

Gymnosomata.

Pneumodermon, Clio.

Gastropoda.

Heteropoda[2]).

Atlanta, Carinaria, Pterotrachea.

Opisthobranchiata.

Bulla, Gasteropteron, Aplysia, Pleurobranchus, Polycera, Doris, Tritonia, Tergipes, Glaucus, Aeolis, Phyllirhoë.

Prosobranchiata.

Cyclobranchiata[3]).

Patella, Chiton.

Ctenobranchiata.

Paludina, Valvata, Neritina, Buccinum, Nassa, Dolium, Purpura, Cassis, Murex, Tritonium, Fusus, Voluta, Mitra, Conus, Oliva, Strombus, Sigaretus, Haliotis.

Pulmonata[4]).

Lymnaeus, Physa, Planorbis, Ancylus, Auricula, Peronia, Helix, Bulimus, Clausilia, Limax, Arion.

---

1) Die Brachiopoden bilden die divergenteste Abtheilung der Mollusken, die sehr frühzeitig sich abzweigte, ihre reichste Formentfaltung in der Silurzeit besass und vielleicht am besten ganz von den Mollusken getrennt wird, um entweder als selbständige Abtheilung betrachtet, oder den Würmern zugewiesen werden. Eine Entscheidung hierüber ist von der genaueren Kenntniss ihrer Ontogenese zu erwarten.

2) Die Heteropoden reihen sich durch viele Verhältnisse ihrer inneren Organisation den Ctenobranchiaten an, und können nur unter der allerdings begründbaren Voraussetzung, dass auch die Opisthobranchiaten aus den Kammkiemern nahe stehenden Formen sich differenzirten, als eine selbständige Gastropodengruppe betrachtet werden.

3) Die beiden als Cyclobranchiaten vereinigten Gattungen sind streng genommen Repräsentanten selbständiger Gruppen, von denen die Chitonen sogar den Prosobranchiaten gleichwerthig gelten müssen.

4) Die Pulmonaten erscheinen als die am spätesten von den kiementragenden Gastropoden abgezweigten Formen, deren Organisation unter Verlust der Kiemen der Luftathmung sich anpasste.

IV. Cephalopoda [1]).

Tetrabranchiata [2]).

Nautilus.

Dibranchiata [3]).

Decapoda.

Spirula, Sepia, Sepiola, Loligo.

Octopoda.

Octopus, Tremoctopus, Eledone, Argonauta.

Literatur.

Für verschiedene Abtheilungen: Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. — Van Beneden, Exercices zootomiques. Fasc. I. II. Bruxelles 1839. — Quoy und Gaimard, Voyage de l'Astrolabe. Zoologie. — Delle Chiaje, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841—44.

Brachiopoden: Owen, On the anatomy of the Brachiopoda. Transact. zoolog. soc. Vol. I. 1835. — C. Vogt, Anatomie der Lingula anatina in den Denkschr. der schweiz. Gesellsch. f. d. gesammte Naturwiss. Bd. VII. 1842. — Huxley, Ann. and Mag. Nat. hist. 1854. — Gratiolet, Journal de Conchyliologie 1857. 60. — A. Hancock, Phil. Transact. 1858. — Lacaze-Duthiers, Sur la Thecidie. Ann. sc. nat. IV. xv.

Lamellibranchiaten: Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. III Tom. 1791—1795. — Bojanus, Ueber die Athem- und Kreislaufwerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis 1819. 1820. 1827. — Deshayes, Art. Conchifera in Todd's Cyclopaedia. Vol. I. 1836. — Garner, On the anatomy of the lamellibranchiate Conchifera. Transact. zoolog. Soc. London. Vol. II. 1841. — Quatrefages, Anatomie von Teredo. Ann. des sc. nat. III. xi. — Lovén, S., Bidrag till kännedomen om utvecklingen of Moll. acephala. Kongl. Vetensk. Acad. Handl. Stockholm 1850. — Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. 1851. — Davaine, C., Sur la générat. des Huitres. Paris 1853. — Duvernoy, Sur le Systeme nerveux des Moll. acéphales. Mém. Acad. des sc. T. XXIII. — v. Hessling, Die Perlmuscheln. Leipzig 1859. — Lacaze-Duthiers, Anatomie von Anomia. Ann. sc. nat. IV. ii. — L. Vaillant, Sur la fam. des Tridacnides. Ann. sc. nat. V. iv.

Cephalophoren: Nordmann, Monographie des Tergipes Edwardsii. Mém. del'Acad. Impériale de St. Pétersbourg. IV. 1843. — Quatrefages, Mémoire sur les

1) In manchen Organisationsverhältnissen geben die Cephalopoden eine Verwandtschaft mit den Pteropoden kund, doch kann diese nur als eine sehr ferne aufgefasst werden.

2) Den nur durch eine noch lebende Gattung repräsentirten vierkiemigen Cephalopoden gehört die Mehrzahl der fossilen Formen an, und zwar jene, welche als die ältesten erscheinen (Cambrische Schichten). Die Gattungen: Orthoceratites, Lituites, Clymenia, Goniatites, Ceratites, Ammonites, Turrilites sind als Repräsentanten dieser ausnehmend reich entfaltefen Abtheilung hervorzuheben.

3) Die später entwickelten Dibranchiaten umfassen die höheren Formen, denen die überwiegende Mehrzahl der lebenden Cephalopoden angehört. Fossile Formen repräsentiren die Belemnitiden.

Gasteropodes phlebentérès. Ann. sc. nat. III. I. 1854. Ferner IV. 1845. — ALDER and HANCOCK, Monograph of the british Nudibranchiate Mollusca. Ray Soc. I—VII. 1845—55. — HANCOCK and EMBLETON, On the anatomy of Eolis. Ann. and. Mag. of nat. hist. XV. 1845. — Dieselben, On the anatomy of Doris. Philos. Transact. 1852. T. II. — HANCOCK, Anatomy of Doridopsis. Transact. Linn. Soc. XXV. — v. MIDDENDORFF, Anat. von Chiton. Mém. Acad. de St. Pétersbourg. VI. VI. 1849. — LEYDIG, Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. II. — HUXLEY, On the morphology of cephalous Mollusca. Phil. Transact. 1853. — GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. — SOULEYET, Voyage de la Bonite. Zoologie. T. II. 1852. — BERGH, Bidrag til en Monographi of Marseniaderne. Kongl. dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter. 1853. — Derselbe, Anatomisk Undersögelse of Fiona atlantica. Vidensk. Meddelelser for 1857. — Derselbe, Anatomisk Bidrag til Kundskab om Aeolidierne. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter. 1864. — Derselbe, Bidrag til en Monographi of Pleurophyllidierne. Naturhist. Tidsskrift. 3 Räkke. 4 Bind. 1866. — Derselbe, Bidrag til en Monographi of Phyllidierne ebend. 5 Bind. 1869. — CLAPARÈDE, Anatomie und Entwickelungsgesch. der Neritina fluviatilis. Arch. f. Anat. 1857. — Derselbe, Beitrag zur Anat. des Cyclostoma elegans. ibid. 1858. — LACAZE-DUTHIERS, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. sc. nat. IV. VI—VII. 1856—1857. — Derselbe, Anatomie du Pleurobranche. Ann. sc. nat. IV. XI. — Derselbe, Anat. et l'Embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. IV. XIII.

Cephalopoden: GRANT, Ueber Loligopsis. Transact. zool. Soc. 1835. — FERUSSAC et D'ORBIGNY, Hist. nat. générale et part. des Moll. Cephalopodes. Paris 1836—1848. — OWEN, Memoir on the Pearly Nautilus. London 1832. — Derselbe, Art. Cephalopoda in Todd's Cyclopaedia. I. 1836. — VALENCIENNES, Nouvelles recherches sur le Nautile flambé. Archives du Museum. 1841. — PETERS, Anatomie der Sepiola. Arch. f. Anat. 1842. — MILNE-EDWARDS, H., et VALENCIENNES, Nouv. obs. sur la circul. chez les Mollusques. Mém. Acad. des sc. T. XX. — VAN DER HOEVEN, Bijdragen tat de Ontleedkundige Kennis aangaande Nautilus pompilius. Amsterdam 1856.

Körperform.

§ 232.

Die Gestaltung des Molluskenkörpers ist durch den Einfluss der von den Schalenbildungen beherrschten Lagerungsverhältnisse vieler Organe auf die Körperform als eine so sehr modificirte zu betrachten, dass eine den Ausgangspunct darstellende Grundform nur aus der Vergleichung früher Embryonalzustände mit manchen ausgebildeten Formen erkannt werden kann. Für die ersten drei Classen ergibt sich die Bildung einer wurmartigen Larvenform, die bei Brachiopoden sogar eine mehrfache Segmentirung besitzt, und bei manchen Pteropoden durch mehrfache Wimperkränze eine ähnliche äussere Metamerie beurkundet. Lamellibranchiaten und Cephalophoren (der Mehrzahl nach) lassen an einem der späteren Oberfläche des Kopfes entsprechenden Abschnitte einen mächtigen Wimperkranz auftreten, der später von

einem besonderen symmetrisch gestalteten lappenartigen Fortsatz, dem Velum, getragen wird. Ob diesem Wimpersegel der Muscheln und Schnecken ein bei Brachiopodenlarven beobachtetes, auf einem den Mund tragenden Fortsatze angebrachtes Wimperorgan homolog ist, bedarf noch der Feststellung. Immerhin geht aus der Verbreitung des Wimpersegels in zwei sonst divergenten Abtheilungen dessen primitive Bedeutung zur Genüge hervor, und ist von um so grösserer Wichtigkeit als wir in diesem Velum den auch bei vielen Würmern die gleiche Stelle des Körpers umsäumenden Wimperkranz erkennen (vergl. § 103). Das Velum der Mollusken darf demnach als ein aus einem niederen Zustande ererbtes Organ beurtheilt werden.

Unterhalb des Velums entsteht die Anlage des zur Darmhöhle führenden Mundes, und unter diesem sondert sich ein Körpertheil zu dem in den einzelnen Abtheilungen eine verschiedene Rolle spielenden Fusse. Er charakterisirt die Ventralfläche, wie das Velum den Vordertheil der dorsalen Fläche ausgezeichnet. Bei den Lamellibranchiaten tritt die Bildung einer dorsalen Schale der Fortsetzung des Darmrohrs zum aboralen Körperpole nicht entgegen, da die Schale sammt der sie tragenden Duplicatur des Integumentes, dem Mantel, eine vorwiegend laterale Ausbildung nimmt. Es wird daher eine vom Mundpole bis zum Afterpole ziehende Hauptaxe unterscheidbar, welche von zwei verschieden differenzirten Nebenaxen gekreuzt wird: der dorsoventralen, und der transversalen oder Queraxe. Dem Körper kommt demgemäss dieselbe eudipleure Grundform zu, die bei Würmern und Gliederthieren herrscht.

Anders gestalten sich diese Verhältnisse bei den Cephalophoren, deren dorsale, mützenähnlich geformte Schale allmählich den grössten Theil des Körpers umschliesst, und ausser Kopf und Fuss nur eine kleine Strecke der Oberfläche des Leibes zu Tage treten lässt. Daraus gehen vor allem asymmetrische Formen des Körpers hervor und der aborale Körperpol trägt nicht mehr den After, der in Folge einer durch die Gehäusebildung bewirkten Krümmung des Darmes eine laterale Lagerung gewinnt. Von da aus können alle die mannichfachen von der symmetrischen Grundform abweichenden Formdifferenzen des Cephalophorenkörpers beurtheilt werden.

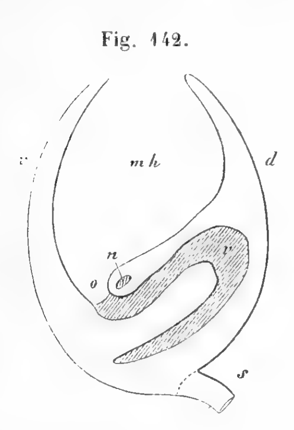
In manchen Abtheilungen der Cephalophoren kommen einzelne der vorhin geschilderten Vorgänge nicht zur Realisirung, so z. B. bei den Pulmonaten, wo die Anpassung an veränderte äussere Lebensbedingungen manche von den andern durchlaufene Stadien ausfallen liess. bei den Cephalopoden ist sogar die gesammte Ontogenie zusammengezogen und es erfolgt sofort die Anlage der definitiven Körperform, an der keine directen Beziehungen zu einer Grundform mehr erkannt werden können. Es ist daher nur die Vergleichung der bereits differenzirten Theile mit denen der andern Mollusken, woraus typische Uebereinstimmungen ableitbar sind.

In der verschiedengradig abgestuften Ausbildung des ursprünglich ein Velum tragenden Kopftheiles des Körpers, sowie des Fusses und des mit der Schale verbundenen Mantels liegen die Factoren für die Mannichfaltigkeit der Formerscheinungen des Molluskenleibes.

§ 233.

Unter den **Brachiopoden** ist mit der Ausbildung zweier vom Körper sich fortsetzender mit Schalen bedeckter **Mantellamellen** eine von den übrigen Mollusken in so fern abweichende Einrichtung gegeben als diese Lamellen anscheinend als dorsal und ventral sich darstellen. Beide dürften jedoch als ursprünglich dorsale gelten, von denen die eine sich über den Vordertheil, die andere über den Hintertheil des Körpers sich ausdehnte. Orales und aborales Körperende sind dadurch nahe an einander gerückt, dass die Ausdehnung des Körpers in der dorsalen Richtung vor sich gegangen. Diese bedeutende Modification steht mit der durch einen stielartigen Fortsatz bewirkten Festheftung der Thiere im Zusammenhang.

Fig. 142.



Eine zweite Eigenthümlichkeit beruht in der Ausbildung der **Arme**, für welche die Differenzirung aus einem velumartigen Gebilde bis jetzt nur eine auf das Bestehen wimpernder tentakelartiger Fortsätze zur Seite der Mundöffnung gegründete Annahme ist. Diese bei Larven in geringer Zahl vorhandenen Fortsätze erscheinen im ausgebildeten Zustande des Thiers als zahlreiche Fäden auf spiralig einrollbare Stiele gereiht, welche beiderseits an der Mundöffnung angebracht sind. Im eingerollten Zustande werden diese Arme vorn in der Mantelhöhle geborgen, und ihre Ausstreckung scheint durch eine Schwellung zu erfolgen. Sowohl durch die mächtige Ausbildung dieser Arme wie durch die Entfaltung der Mantellamellen wird der übrige Körper auf einen geringern Umfang reducirt, zumal sonst im Haupttheile der Leibeshöhle lagernde Organe in die Mantelräume sich einbetten können. Durch faltenartige Oberflächenvergrösserung der inneren Blätter der Mantelduplicatur, gewinnt der Mantel eine respiratorische Bedeutung und fungirt zugleich als **Kieme** (Ecardines).

Fig. 147. Schematischer Medianschnitt durch einen Brachiopoden. *d* Dorsale, *v* ventrale Mantelhälfte. *mh* Mantelhöhle. *s* Stiel. *o* Mundöffnung. *v* Magen. *N* Obere Schlundganglien. Die die Mantelhöhle ausfüllenden Arme sind, weil nicht auf die Schnittfläche fallend, weggeblieben.

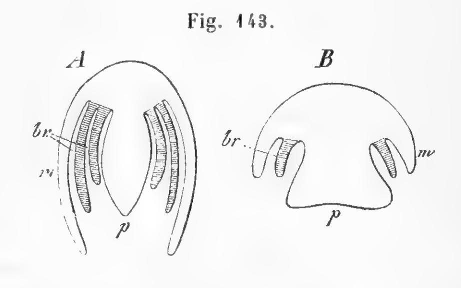
§ 234.

Eine untergeordnete Rolle kommt dem **Velum** der **Lamellibranchiaten** zu, bei denen es zwar eine Zeit lang bedeutender ausgebildet als Locomotionsorgan fungirt, jedoch keine selbständige Entwickelung gewinnt und frühzeitig sich rückbildet, was wohl mit dem rudimentär gewordenen Kopfe in dieser auch als »Acephalen« benannten Abtheilung in Verbindung steht.

Dagegen erlangen zwei von der Dorsalfläche her lateralwärts sich fortsetzende Duplicaturen als **Mantel** eine bedeutende Ausbildung, umschliessen den Körper und sondern auf sich die Schalengebilde ab, welche in Form und Umfang den Mantellamellen entsprechen.

Zwischen den Rändern des Mantels gelangt man in die als Athemhöhle fungirende Mantelhöhle, in welche die von der Körperwand entspringenden Kiemen vorragen (Fig. 143. *A. br*). Bei einer kleinen Zahl von Muschelthieren (Asiphonia) ist dieser Eingang in die Mantelhöhle eine ansehnliche Spalte, durch welche Wasser ein- und austritt und damit Nahrungsstoffe zuführt und Auswurfsstoffe entfernt. Bei den meisten Muschelthieren besteht eine Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder, wodurch sowohl ein mehr oder minder vollkommener Abschluss des die Kiemen umgebenden Hohlraumes, wie auch eine grössere Regelmässigkeit der ein- und austretenden Wasserströme erreicht wird (Siphoniata).

Fig. 143.

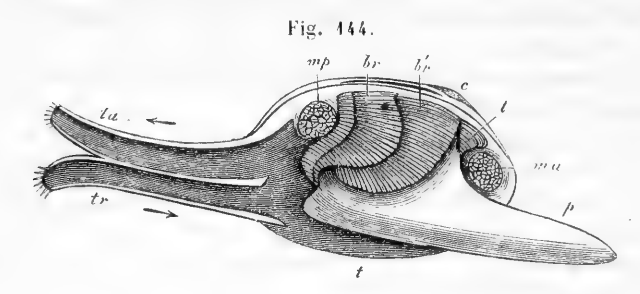


Der geringste Grad der Verwachsung lässt eine vordere grössere und hintere kleinere Oeffnung entstehen (Mytiliden), von denen erstere zum Durchtritte des Fusses dient und den Eintritt von Nahrungsstoffen gestattet, indess letztere, ihrer Lage entsprechend, die Fäcalmassen entführt, sowie das Wasser welches der Athmung gedient hat. Bei anderen (Chamaceen) liegen hinter der vorderen grossen, den Fuss durchlassenden Spalte noch zwei besondere Oeffnungen, welche sich in die Zu- und Ableitung des Wassers theilen, eine Einrichtung, die bei einer anderen Abtheilung der Muschelthiere einen höheren Entwickelungsgrad erreicht. Der die bezüglichen Oeffnungen umgebende Manteltheil verlängert sich nämlich in förmliche Röhren (Siphonen) und geht damit, ausser der Verwachsung, noch andere Modificationen ein. Die Athemröhren können zuweilen durch getrennte Mantelparthieen darge-

Fig. 143. Schematische Darstellung des Verhaltens von Mantel und Fuss auf senkrechtem Querschnitte. *A* Bei Lamellibranchiaten, *B* bei Cephalophoren. *m* Mantel. *p* Fuss. *br.* Kiemen.

stellt werden; oder es besteht eine äusserlich einfache Athemröhre, welche nur innerlich durch eine Scheidewand in zwei Canäle getrennt wird (Fig. 144. *tr*); oder beide Zustände sind combinirt; endlich kommen zwei vollständig getrennte Röhren vor, eine obere, an ihrer inneren Mün-

Fig. 144.



dung der Afteröffnung gegenüber gelagerte, zur Entleerung des Wassers dienende, und eine untere, welche die Einfuhr von Wasser besorgt. Für die Regelmässigkeit der Zu- und Ableitung dient die Wimperauskleidung.

Durch diese Formen hindurch gelangen wir zu jenen, bei denen der Verschluss der Athemhöhle am vollständigsten und die Röhrenbildung des Mantels am meisten entwickelt ist. Dies wird von einer Verkleinerung der dem Fusse zum Austritt dienenden Mantelspalte begleitet. Die letztere ist beträchtlich enger geworden und eine ziemlich weite Strecke von den Athemröhren entfernt, so dass der grösste Theil des Mantelrandes verwachsen ist, und der Körper des Thieres demzufolge sackförmig erscheint (Bohrmuscheln). Die Oeffnung zum Durchtritte des Fusses befindet sich am vorderen Ende, die beiden Athemröhren sind am entgegengesetzten Körpertheile angebracht, und setzen sich in besondere Abtheilungen der Mantelhöhle fort, welche durch eine, einen oberen kleineren und unteren grösseren Raum trennende Scheidewand gebildet werden. Das dem letzteren durch die einleitende Röhre zugeführte Wasser durchströmt die Kiemen und tritt durch deren Spaltöffnungen in die Kiemenfächer oder den Intrabranchialraum, aus welchem es in die obere Abtheilung der Mantelhöhle gelangt, in welche auch der After sich öffnet.

Der Mantelrand ist häufig der Sitz besonderer Differenzirungen, die vorzüglich in Gestalt von tentakelartigen Fortsätzen auftreten, und zuweilen von ziemlicher Mächtigkeit sind.

Die zweite Sonderung des Lamellibranchiatenkörpers findet an der ventralen Fläche statt und führt zur Ausbildung eines muskulösen vom übrigen Körper in verschiedenem Maasse gesonderten F u s s e s (Fig. 143. *A p*, 144. *p*), der aus der Mantelspalte, bei einigen in bedeutender Länge hervorgestreckt werden kann. Er ist dann beilförmig oder keulenähnlich gestaltet und fungirt als Locomotionsorgan. Die beiden

Fig. 144. Seitliche Ansicht der Mantelhöhle einer Mactra nach Entfernung der rechten Mantellamelle. *br*, *br'* Kiemenblätter. *t* Tentakel. *la*, *tr* Siphonen. *ma* Vorderer, *mp* hinterer Schliessmuskel. *p* Fuss. *c* Schloss der Schale.

von der Seite kommenden Flächen des Fusses laufen gewöhnlich in eine mediane Kante aus, doch besteht bei einigen an letzterer Stelle eine ebene Fläche als Sohle.

Viele Muschelthiere leben unter Verhältnissen, welche eine Benutzung dieses Organs ausschliessen und demgemäss es sich rückbilden lassen, wie die festsitzenden Austern und Anomien, oder die Kammmuscheln, deren Locomotion durch Actionen des Mantels und seinen Schalen ausgeführt wird. Andere Modificationen erleidet der Fuss bei den Bohrmuscheln.

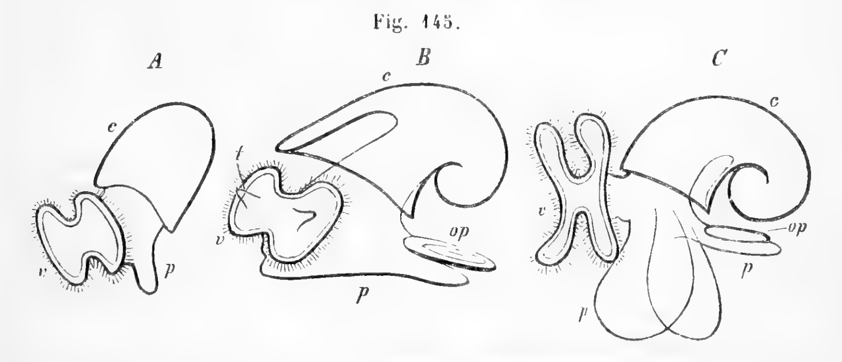
§ 235.

Das Velum erlangt die grösste Entfaltung bei den Cephalophoren und fehlt nur jenen, deren erste Jugendzustände einer freien Lebensweise entzogen sind, z. B. die Pulmonaten. Bei den meisten Pteropoden, und Gastropoden gestaltet es sich zu einem ansehnlichen, nicht selten in symmetrische Lappen ausgedehnten Organe (Fig. 145. *A B C v*), welches bei einzelnen Ctenobranchiaten sogar noch längere Zeit fortbesteht und dem Körper damit die Fortdauer der Schwimmbewegung sichert (Macgillivraya).

Mit der Ausbildung eines Velums verbindet sich die Sonderung eines Kopfes, an dessen oberer Fläche das Velum sich entfaltet, und der nur unter den Pteropoden bedeutende Rückbildungen eingeht.

Der Mantel erhebt sich wie bei den Lamellibranchiaten als eine die Dorsalfläche umsäumende Falte und lässt auf seiner Oberfläche die

Fig. 145.



Schale hervorgehen. Indem dieses von der Manteldupliсatur umsäumte Dorsalfeld des Körpers mit der zum Gehäuse sich ausbildenden Schale immer weiter sich ausbuchtet, stellt es allmählich einen Blindsack vor, der nach und nach den grössten Theil der Eingeweide beherbergt (Eingeweidesack), und dieselben somit unter den directen Schutz des Gehäuses gelangen lässt. Mit weiterer Ausbildung hebt sich die Manteldupliсatur freier vom Körper ab, und lässt unter sich einen weiteren,

Fig. 145. Larven von Cephalophoren. *A* von einem Gasteropoden. *B* Späteres Stadium. *C* von einem Pteropoden (Cymbulia). *v* Velum. *c* Schale. *p* Fuss. *op* Deckel. *t* Tentakel.

die hervorsprossenden Kiemen bergenden Raum entstehen, homolog der Kiemenhöhle der Muschelthiere (vergl. Fig. 143. *A B*). Diese Kiemenhöhle der Cephalophoren und die mit ihrer Genese zusammenfallende Entfaltung des Mantels schlägt sehr divergente Richtungen ihrer Ausbildung ein. Den einfachsten Befund bieten die Cyclobranchiaten, deren Kiemenhöhle durch eine seichte auf beiden Seiten des Körpers gleichmässig entwickelte Mantelfurche repräsentirt wird. Die Ausdehnung des Dorsalfeldes mit der Entwickelung des Gehäuses verbindet sich mit einer Vertiefung der Kiemenhöhle, welche nicht mehr gleichmässig in der Mantelfurche liegt, sondern sich an einer bestimmten Stelle weiterbildet und gleichfalls unter den Schutz des Gehäuses gelangt. Diese Stelle liegt bald unter einem hinteren bald unter einem vorderen Abschnitte des Mantels; ersteres bei Pteropoden (Fig. 145. *C*), letzteres bei den meisten Gasteropoden (Fig. 145. *B*) wie bei den Heteropoden. Die durch das Auftreten von Gehäuse-Windungen bedingte Asymmetrie gibt der Kiemenhöhle der Gasteropoden eine meist einseitige Lagerung, welche als eine Anpassung an die durch den bezüglichen Theil der Schale gebotene grössere Räumlichkeit sich darstellt. In vielen Fällen ist für diese einfache Kiemenhöhle die Entstehung aus einer paarigen auf beide Körperseiten vertheilten Räumlichkeit nachzuweisen, wodurch Verknüpfungen mit dem erst erwähnten Zustande möglich sind.

Von diesem Verhalten leiten sich sowohl Reihen von Rückbildungen wie auch Reihen von Ausbildungen ab. Die letztern sind grossen Theils Differenzirungen des Mantelrandes, die mit der Function der Kiemenhöhle in Connex stehen. Ein Theil des Mantelrandes wächst in eine der Zuleitung von Wasser dienende Rinne aus, und kann durch Uebereinanderschlagen der Ränder in eine Röhre sich umwandeln, wie wir sie als Sipho bei vielen meerbewohnenden Kammkiemen antreffen (Buccinum, Dolium, Harpa, Tritonium, Murex u. a.). Ein auf ähnliche Art gebildeter zweiter Sipho von geringerer Ausdehnung besteht meist am entgegengesetzten Ende der Kiemenhöhle und ist zur Ausfuhr des Wassers bestimmt. Mancherlei andere Fortsatzbildungen (z. B. bei Strombus, Pterocera) sowie tentakelartige Anhänge bedingen neue Complicationen.

Rückbildungen des Mantels ergeben sich wieder im Zusammenhange mit Rückbildungen der Schale. Am meisten greifen sie in der Abtheilung der Opisthobranchiaten Platz, von denen ein Theil mit sehr verschiedengradig rudimentären Schalen ausgestattet ist, ein anderer, wie z. B. die Aeolidier, derselben im ausgebildeten Zustande vollständig entbehrt. Da bei allen diesen schalentragende Larvenstadien vorkommen, der Verlust der Schale also sogar erst während der Ontogenese erworben wird, so müssen auch die später nackten Opisthobranchiaten von schalentragenden Formen abzuleiten sein. Die Larvenschale und die damit wenn auch gering ausgebildete Mantelfalte stellen somit als rudimentäre Organe den nackten Opisthobranchiaten ein Zeug-

niss für die mit den Prosobranchiaten gemeinsame Abstammung aus. Wo solche Schalenrudimente auch dem ausgebildeten Thiere noch zukommen, werden sie in ähnlicher Weise zu beurtheilen sein, als rückgebildete, und nicht als erst in der Ausbildung begriffene Gehäuse, denn wieder die Vergleichung mit den Larvenformen lässt da das Gehäuse in viel höherer Bedeutung erkennen als es im Rudimente des ausgebildeten Zustandes jener Organismen erscheint, und ebenso trifft sich die Lage des Afters wie der Kiemen in einem nur aus einer mächtigeren Gehäusebildung erklärbaren Verhältnisse.

Die Reihe der Rückbildungen zeigt sich auch innerhalb kleinerer Abtheilungen, so bei den Heteropoden, unter denen Atlanta mit ausgebildeter Schale und entwickeltem Mantel erscheint, die beide bei Carinaria rudimentär, und bei Pterotrachea völlig geschwunden sind. Aehnliche Reihen von Rückbildungstadien finden sich auch bei den Pulmonaten repräsentirt.

Bedeutend umgestaltend auf die Körperform wirkt die divergente Ausbildung des Fusses ein. Derselbe erscheint bei den Larven der Pteropoden und der Gasteropoden unterhalb des Mundes als ein kurzer konischer Fortsatz (Fig. 145. *A. p*), der sich meist etwas verbreitert und dann auf seiner hintern dorsalen Fläche einen die Mündung des Gehäuses verschliessenden Deckel als schalenartiges Abscheideproduct trägt. Unter Volumszunahme besonders in aboraler Richtung, gestaltet er sich bei Gasteropoden zu einem meist mit breiter Sohlfläche ausgestatteten Gebilde, von welchem die Bezeichnung Fuss entnommen ward (Fig. 145. *B*). Bald ist er mehr in die Länge gestreckt, bald mehr scheibenförmig gestaltet. Bei den meisten Gasteropoden kommt dem Fusse nur an seinem Sohlenrande eine scharfe Umgrenzung zu. Die darüber befindliche Körperoberfläche zieht sich bei manchen Prosobranchiaten (Fig. 167. *p*) und vielen Opisthobranchiaten in einen saumartigen Rand aus (Epipodium), der schon dadurch, dass er auch den Kopf mit umfasst, vom Mantel verschieden sich darstellt. Selbstständiger sondert sich am Fusse der Heteropoden ein Abschnitt der als senkrecht stehende Flosse die Bauchseite des Thieres einnimmt. Dieser »Kielfuss« repräsentirt den vorderen und mittleren Abschnitt (Pro- und Mesopodium) jener Strecke, welche bei den meisten Gasteropoden zum Fusse umgebildet ist, indess der hinterste (Metapodium)

Fig. 146.

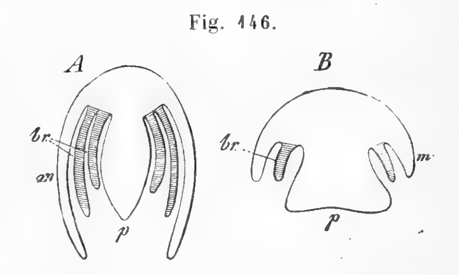


Fig. 146. Schematische Darstellung des Verhaltens von Mantel und Fuss auf senkrechtem Querdurchschnitt. *A* bei Lamellibranchiaten, *B* bei Cephalophoren. *m* Mantel. *p* Fuss. *br* Kiemen.

Theil des Gasteropodenfusses dem übrigen Körper der Heteropoden sich anschliesst und bei Atlanta auch einen Deckel trägt. Die muskulöse Sohle des Gasteropodenfusses ist dabei auf ein saugnapfartiges Gebilde reducirt, welches bei den Pterotracheen nur dem männlichen Geschlechte zukommt.

Noch bedeutender sind die Modificationen des Fusses der Pteropoden. Der in den ersten Larvenstadien in derselben Weise wie bei den übrigen Cephalophoren angelegte Fuss entwickelt bei den Cymbulieen und Hyaleen einen medianen und zwei laterale Theile (vergl. Fig. 145. *C. pp*), von denen der erstere dem Fussende der Gasteropoden, die letzteren dagegen dem vordern und mittlern Fussabschnitte der Gasteropoden oder der Flosse der Heteropoden entsprechen. Während der mediane Abschnitt bei den Hyaleen sich rückbildet, entwickeln sich die lateralen Lappen zu zwei grossen, den rudimentären Kopf wie Flügel umfassenden Flossen, und bei den Cymbulieen geht auch der mediane Lappen eine Weiterbildung ein. Er verschmilzt bald nur an der Basis (Cymbulia), bald in der ganzen Länge (Tiedemannia) mit den beiden seitlichen, und daraus gehen die ansehnlichen Flossen dieser Thiere hervor.

§ 236.

Bei den Cephalopoden erscheint die bedeutendere Ausbildung des Kopfes als eine wichtige Eigenthümlichkeit der Körperform, bei welcher der Mantel allgemein in anderen Beziehungen zu der von ihm umschlossenen Mantelhöhle, als bei den meisten Cephalophoren steht. Wie bei den Pteropoden nimmt die von einer Mantelduplicatur überwölbte Cavität den hinteren Theil des Rückens ein, bildet also jene Körperpartie, die gewöhnlich als Bauchfläche bezeichnet wird. Um diese Verhältnisse sich zu veranschaulichen, muss man das Thier in einer Stellung sich denken, in welcher das aborale Ende aufwärts, der Kopf dagegen nach vorne und abwärts gerichtet ist. (Vergl. nebenstehende Fig. 147.) Der gesammte über dem Kopfe befindliche Körper wird dann dem Rücken der Cephalophoren entsprechen. Der Mantel setzt sich vom Kopfe bald durch eine ringsum laufende Falte ab (Sepia), bald geht diese Mantelfalte an der Seite des Nackens glatt ins Integument des Kopfes über (Octopus), so dass der Mantel nur soweit er die Mantelhöhle überragt, als eine Duplicatur sich darstellt. Seitliche

Fig. 147.

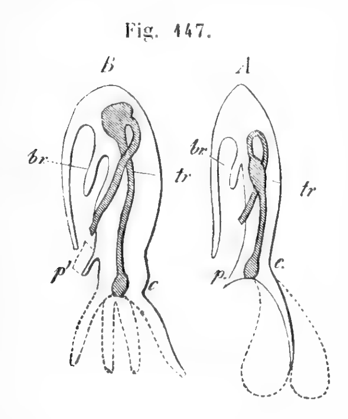


Fig. 147. Schematische Darstellung für das Verhalten des Mantels. *A* bei Pteropoden und *B* bei Cephalopoden. *c* Kopf. *p* Medianer Theil des Fusses. *tr* Darmcanal. *br* Kiemen. *p'* Trichter. Bei *A* Andeutungen des Kopflosen, bei *B* Andeutungen der Arme.

Fortsätze dieses Mantels, bei den Sepien meist schmal, aber in der ganzen Länge vorhanden, bei den Loliginen breiter, jedoch nur aufs hintere (resp. aborale) Körperende beschränkt, fungiren als Bewegungsorgane (Flossen).

Sowohl die Bildung der Mantelhöhle als auch die Lage des Afters lässt schliessen, dass diese Gestaltung aus dem ursprünglichen Besitz einer den ganzen Mantel bedeckenden Schale hervorging, wie denn auch die gehäusetragenden Cephalopoden allgemein als die älteren Formen sich darstellen, und in der ausserordentlichen Divergenz der Gehäuseformen eine sehr weit zurückliegende Entstehung dieses Gebildes annehmen lassen.

Weniger deutlich als der Mantel lassen sich einem Fusse homologe Theile nachweisen. Vielleicht dürfen die den Kopf der Cephalopoden auszeichnenden Gliedmaassen hieher zählen (Tentakel, Arme), die aus einem Abschnitte der Embryonalanlage hervorgehen, der in seiner Lagerung zu anderen Körpertheilen einem Cephalophorenfusse entspricht. (Vergl. Fig. 148—152.)

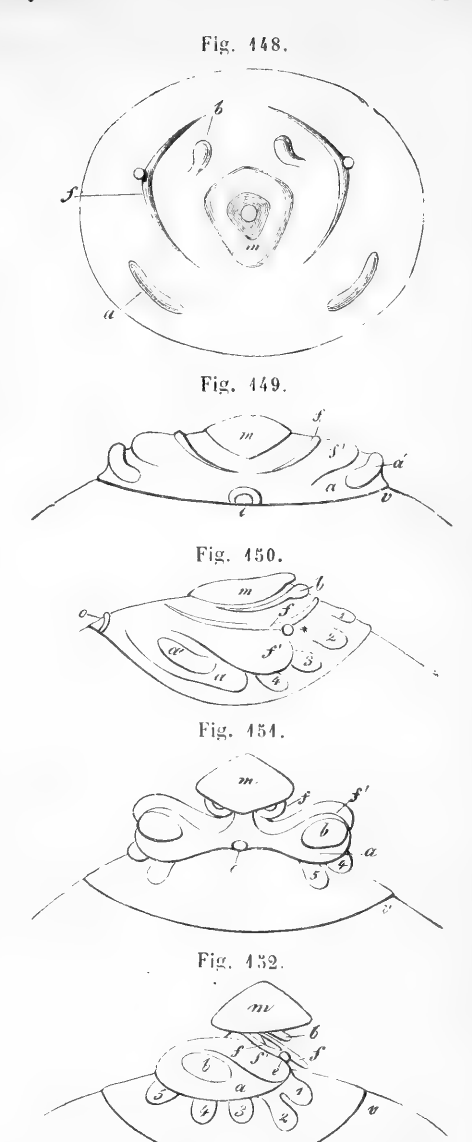


Fig. 148—152. Entwickelungsstadien von Sepia. (Nach KÖLLIKER.)

Fig. 148. Embryonalanlage auf der Keimscheibe. *a* Augen, *b* Kiemen, *f* Trichterwulst.

Fig. 149. Etwas älterer noch auf dem Dotter aufliegender Embryo von vorne gesehen. *o* Mund, *a* hinterer Kopflappen mit dem Auge *a'*; *f'* vorderer Kopflappen; *v* Dotter.

Fig. 150. Späteres Stadium in seitlicher Ansicht; 1—4 Anlagen von 4 Armen. * Trichterknorpel.

Fig. 151. Noch späteres Stadium von vorne. 5' Fünftes Paar der hier allmählich nach vorne gerückten Arme (vergl. hierzu vorige Figur.)

Fig. 152. Aelterer Embryo in seitlicher Ansicht. Der Körper hat sich bedeutender vom Dotter abgehoben, und die Trichterhälften haben sich vereinigt.

Ein zweites wenigstens in seiner Lagerung am Körper einige Verwandtschaft mit dem Cephalophorenfusse ergebende Organ ist der Trichter. Bei Nautilus wird es aus zwei von der Ventralfläche unter dem Kopfe entspringenden Lamellen gebildet, die über einander gerollt eine aus der Mantelhöhle vorragende Röhre vorstellen (Fig. 154. *i*). Bei den Dibranchiaten erscheint dieses Organ nur in der Anlage (Fig. 148—152. *f*) aus zwei seitlichen Abschnitten zusammengesetzt, die in dem Raume zwischen Mantel (*m*) und Armanlagen auftreten. Durch Gegeneinanderwachsen und allmähliche Concrescenz entsteht eine ähnliche aber abgeschlossene Röhre (Fig. 153. *i*, 157. *g*). Diese muskulösen Trichterbildungen stehen bei der Ortsbewegung in Function. Indem der gleichfalls muskulöse Mantel sich dann an den Umfang des Trichters legt, und durch kräftige Contractionen das zwischen Trichter und Mantelrand in die Mantelhöhle tretende Wasser austreibt, wird durch den ausgestossenen Strom ein das Thier in aboraler Richtung fortbewegender Rückstoss hervorgebracht.

Gliedmaassen.

§ 237.

Die Entfaltung eines Kopftheiles steht auch bei den Mollusken mit der Sonderung von tentakelartigen Gliedmaassen in engem Zusammenhange, und wenn auch bei den Brachiopoden mit der Entfaltung von Mantel und Schale ein Kopf keine Rolle mehr spielt, sind doch während des Larvenstadiums die später so mächtig entfalteten Arme als Anhangsgebilde eines Kopftheiles aufgetreten. Sie stellen die einzigen Gliedmaassen vor, die jedoch bei dem Festsitzen der Thiere keinerlei locomotorische Bedeutung haben, sondern vielmehr theils zum Herbeischaffen der Nahrung theils als Kiemen für die Respiration in Function stehen.

Bei den Lamellibranchiaten sind lappenförmige Anhänge (Fig. 144. *l*) (sogenannte Mundlappen) am völlig rudimentären Kopfe angebracht, vielleicht den bedeutender entfalteten Tentakeln homolog, welche bei den Cephalophoren den Kopftheil auszeichnen. Wie bei vielen Plattwürmern stellen sie im einfachsten Zustande wenig vorragende, aber bedeutende Differenzirungen eingehende Körperfortsätze vor. Bei den Prosobranchiaten sind sie wie bei den Heteropoden meist auf zwei beschränkt, und nehmen ihre Entstehung auf der vom Velum umsäumten Fläche (vergl. Fig. 145. *B. t*). Bei vielen liegt das Auge an der Fühlerbasis, die sogar zu einem besonderen Fortsatze sich ausbilden kann. Daran schliessen sich die Pulmonaten, deren Sehorgane bei vielen gleichfalls auf einen von den Tentakeln sich sondernden Augenstiel tritt, der mit dem Erlangen grösserer Selbständigkeit bei Helix, Limax u. a. wie ein zweites Tentakelpaar sich darstellt.

Ein besonders hoch entwickeltes Fühlerpaar zeichnet die Opisthobranchiaten aus (Fig. 155. *t t*), aber dazu treten noch neue tentakelartige Kopfanhänge, welche für die einzelnen Unterabtheilungen in Zahl und Anordnung charakteristisch sind.

Unter den Pteropoden erscheint eine bedeutende Tentakelentfaltung bei den Gymnosomaten von denen Pneumodermon sogar noch Saugnäpfe an seinen zwei retractilen Tentakeln trägt. Grosse Rückbildungen gehen bei den Thecosomaten vor sich, indem die hier zu Flossen umgebildeten Theile des Fusses weit über den rudimentären Kopf ausgedehnt die Entfaltung von Fühlern verhindern oder nur auf unansehnliche Fortsätze beschränken. Gänzlich fehlen sie bei Chitonen.

§ 238.

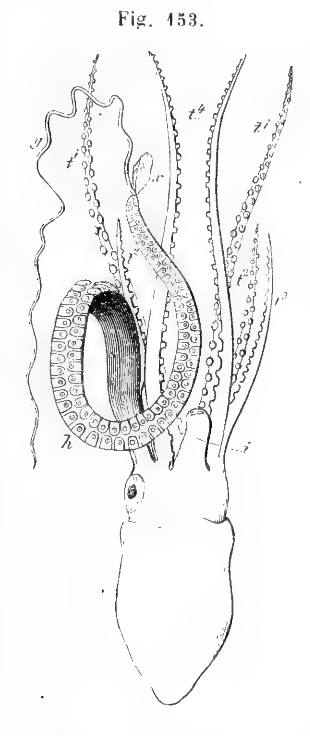
Für die Cephalopoden sind zahlreiche jederseits in reihenweisen Gruppen auf lappenartigen Fortsätzen sich erhebende Tentakel am Kopfe der Tetrabranchiaten bemerkenswerth. Von diesen Gebilden scheinen weniger die Tentakel selbst als die sie tragenden Platten den Armen der Dibranchiaten homolog zu sein, wobei dann die Tentakel den auf den Dibranchiaten-Armen entwickelten Saugnapfbildungen entsprächen. Zehn Arme zeichnen die Loliginen, Sepien, Spirulen aus. Zwei längere, auch sonst von den andern verschieden gebaute Arme stehen dabei ausserhalb des von den andern acht gebildeten, den Mund umstellenden Kreises, und treten aus dem Grunde seitlich am Kopfe sich herabsenkender Taschen hervor. Die bei Octopoden nur zu acht vorkommenden Arme sind wie die acht gleichartigen der Decapoden an der Basis durch eine saumartige Membran verbunden mit Ausnahme des der Trichterseite nächsten Paares. Diese Verbindung erstreckt sich bei einigen Octopoden weiter, bald nur auf eine Anzahl von Armen (vier bei Tremoctopus) bald auf alle (Histioteuthis, vollständiger bei Cirroteuthis) um sich in ganzer Länge derselben fortzusetzen. Besondere Bildungen an den Cephalopoden-Armen erscheinen als Saugnäpfe, welche meist in zwei Reihen (eine Reihe bei Eledone) die orale Fläche besetzen, nicht selten von Stielen getragen. Ihr freier Rand besitzt häufig eine cuticulare Verdickung in Form eines zuweilen gezähnelten Chitinringes. Unter mächtiger Ausbildung eines einzelnen Zahnes tritt der Saugnapf selbst zurück, und seine Stelle wird durch einen Haken vertreten. Solche hakenbesetzte Arme besitzt Onychoteuthis.

Einzelne Arme der Cephalopoden erleiden bei vielen besondere Umbildungen, indem sie bei dem Begattungsgeschäfte in Function stehen, die schon bei Nautilus durch die Tentakel besorgt wird.

Der zum Begattungswerkzeuge umgebildete Arm ist unbeständig, in der Regel ist es einer von den der Bauchseite des Thieres angehörigen. Die Art der Umwandlung tritt in den einzelnen Abtheilungen in sehr verschiedenen Graden auf, bald erscheint sie blos in einer

Veränderung einer Stelle an der Basis des Arms, die beträchtlich verbreitert ist und nur spärliche Saugnäpfe aufweist (Sepia), bald beruht sie in seiner Veränderung der Saugnapfform auf grösserer oder geringerer Länge, oder die Spitze des betreffenden Armes ist mit einer löffelartig ausgehöhlten Bildung versehen (Octopus, Eledone).

Fig. 153.



Der höchste Grad dieser aus einer Anpassung hervorgegangenen Umformung äussert sich sowohl durch eine ansehnliche Vergrösserung des bezüglichen Armes (Fig. 153. *h*) als auch durch eine differente innere Organisation (Argonauta und Tremoctopus). Ein solcher Begattungsarm entwickelt sich nicht wie die andern frei hervorsprossend, sondern er entsteht in einer Blase zusammengewunden, aus der er sich erst nach erlangter Ausbildung löst. Eine ähnliche blasenförmige Umhüllung besitzt das vielfach zusammengewundene geisselförmige Ende des Arms (Fig. 153. *y*), welches erst bei der Begattung frei wird. Dieser Anhang sammt der umhüllenden Membran (*x*) entspricht dem modificirten Armende von Eledone und Octopus. Die höher differenzirten Begattungsarme vermögen nach ihrer Ablösung in der Mantelhöhle des Weibchens noch längere Zeit fortzuleben, so dass man solche abgerissene Arme früher für parasitische, den Trematoden verwandte Organismen hielt, und als »Hectocotyli« bezeichnete.

Integument.

§ 239.

Die Körperbedeckungen der Weichthiere werden von einer weichen Hautschichte dargestellt, die in der Regel so innig mit der darunter liegenden Muskulatur verwebt ist, dass, wie bei den Würmern, eine Art von Hautmuskelschlauch entsteht, dessen Gestalt die Form des ganzen Thieres bedingt. Durch vorwiegende Ausbildung der Muskulatur an gewissen Stellen des Körpers, somit durch Differenzirung ein-

Fig. 153. Männchen von Tremoctopus Carenae. t^1 Oberes, t^2 zweites Armpaar. t^3 Dritter linker Arm. t^4 Unteres Armpaar. *h* Hectocotylus-Arm. *x* Endblase desselben. *y* Fadenförmiger Anhang des Armes aus der Endblase gelöst. *i* Trichter.

zelner Theile des Hautmuskelschlauches entstehen die Organe der Ortsbewegung.

In den meisten Abtheilungen der Mollusken, so bei den Lamellibranchiaten und Cephalophoren, besteht während der ersten Larvenzustände eine Wimperbekleidung, welche auch später noch den Körper oder Theile desselben überzieht. Die bedeutendste Ausbildung empfangen die Cilien an dem das Velum (s. § 232) umsäumenden Wimperkranze. Am meisten verbreitet kommen sie sonst an den Athmungs-Organen vor. Auch bei den Cephalopoden besteht während der Entwickelung eine Wimperbedeckung der Oberfläche an fast allen Stellen der Keimscheibe (mit Ausnahme der Kiemen) und später erscheint auch am Dottersack Wimperepithel.

Bei den meisten Mollusken ist das Integument deutlich in Epidermis und Cutis trennbar. Eine eigenthümliche Modification empfängt das Integument bei manchen Heteropoden (Carinaria, Pterotrachea), bei denen eine mächtige glashelle Bindegewebeschichte dem Körper nur einen geringen Grad des Gestaltwechsels erlaubt. Bei den übrigen Mollusken wird einer Formveränderung des Körpers vorzüglich durch die vom Integumente ausgehenden Gehäusebildungen eine Schranke gesetzt.

Färbungen des Körpers finden sich durch Pigment-Einlagerungen in die Cutis bedingt. Von diesen Gebilden sind die eigenthümlichsten die bei manchen Pteropoden, wie bei allen Cephalopoden vorhandenen »Chromatophoren«. Dies sind in verschiedenen Tiefen der Haut liegende rundliche Zellen, mit körnigem Pigmente erfüllt und in ihrer Peripherie mit radiären Muskelfasern ausgestattet, deren Contraction eine flächenhafte Ausdehnung der Zelle und dadurch eine Vertheilung des Pigmentinhaltes hervorruft, so dass sie als grössere, häufig sternförmig verästelte Flecke dem Auge leicht wahrnehmbar werden. Das wechselnde Spiel dieser mehrfachen Chromatophorenschichten ruft jene Farbenpracht hervor, die man an der Haut lebender Tintenfische bewundert.

Von andern Einlagerungen in das Integument sind solche von kohlensaurem Kalk sowohl im Mantel von Brachiopoden vorhanden als auch allgemein bei den Gasteropoden verbreitet und finden sich bald als einfache Körnchen oder grössere rundliche Concretionen, bald als stäbchenförmige gezackte oder auch verästelte Formen, die oft in beträchtlicher Masse ein wahres Kalknetz darstellend vorkommen können. So treffen wir sie bei Opisthobranchiaten z. B. bei Doris, Polycera u. a., bei welchen die einzelnen Arten durch eine besondere Anordnung oder Gruppirung, sowie auch durch eigenthümliche Formation der einzelnen Kalkstäbchen ausgezeichnet sind.

Als Hautgebilde eigenthümlicher Art erscheinen die den Mantelrand der Brachiopoden besetzenden Borsten. Sie entstehen zwar ähnlich wie die Borsten der Würmer in besonderen Einsenkungen,

unterscheiden sich aber von jenen durch ihre Textur. Aehnliche Borsten finden sich auch am Mantel der Chitonen vor.

§ 240.

Als Differenzirungen der Epidermis erscheinen Drüsen, die sich zum Theile an die bei Würmern vorhandenen Gebilde anreihen. In der einfachsten Form finden sich diese Organe als Modificationen von Epidermiszellen, zwischen anderen Zellen gelagert, aber durch den feinkörnigen Inhalt, sowie durch eine Mündung ausgezeichnet (Becherzellen). Sie kommen sowohl den Muschelthieren wie den Cephalophoren zu. Bei Cephalopoden finden sie sich mehr gruppenweise angeordnet, und dehnen sich mit ihrem blinden Ende unter das Niveau der Epidermis. In weiterer Entfernung von der Oberfläche sind sie bei Gasteropoden — besonders bei Landpulmonaten — zu treffen, wo sie tiefer ins Integument eingesenkt sind. Immer erscheinen diese Gebilde somit als einzellige Drüsen. An einzelnen Körperstellen gehen dieselben verschiedenartige Modificationen ein. Hierher gehören z. B. die am Mantelrande beschalter Gasteropoden vorhandenen, eine kalkhaltige Flüssigkeit absondernden Drüsen, mit denen auch farbstoffliefernde vorkommen. Bei Aplysia entleeren die Hautdrüsen eine dunkelrothe Flüssigkeit. Bei Murex und Purpura besteht in der Mantelhöhle zwischen Kieme und Enddarm eine als Drüse fungirende Epithelschichte, die aus grossen, auf der Oberfläche wimpernden Zellen gebildet wird, deren Secret den als »Purpur« bekannten Stoff liefert. (Lacaze-Duthiers.)

Eine Eigenthümlichkeit einiger Opisthobranchiaten (z. B. Aeolidia) bildet das Vorkommen von Nesselkapseln in den drüsig gebauten Enden der Rückenpapillen.

Selbständiger entwickelte Drüsenorgane des Integumentes sind ferner die Byssusdrüse der Lamellibranchiaten, ein Organ, dessen Auftreten von Modificationen des Fusses begleitet ist. Derselbe erscheint nämlich zu einem zungenförmigen, an seiner ventralen Fläche mit einer Rinne ausgestatteten Fortsatze verkümmert. Die Rinne verläuft gegen eine an der Basis des Fusses befindliche Vertiefung, in deren Grund eine Drüse die als »Byssus« bekannte Substanz absondert. Ein solches Organ findet sich bei Pecten, Lima, Arca, Tridacna, Malleus, Avicula, Mytilus verbreitet, wird jedoch als allgemeiner vorkommend gelten dürfen, da es auch bei den Embryonen der Najaden, sowie bei Cyclas vorübergehend besteht. Bei den Cephalophoren findet sich in einzelnen Abtheilungen gleichfalls eine im Fuss gelegene Drüse (Helicinen, Limacinen), die sich vorne unter dem Munde öffnet. Auch die Kiemenhöhle vieler Gasteropoden trägt die Mündung eines ansehnlichen Drüsenorgans.

Schalenbildungen.

§ 241.

Eine besondere Wichtigkeit erlangt die Hautbedeckung durch die Abscheidung fester, in Schichten sich lagernder Substanzen, aus welchen die mannichfaltigen für den Molluskenstamm charakteristischen Gehäuse und Schalen hervorgehen. Somit sind die in dieser Abtheilung getroffenen Hartgebilde durch die Art ihrer Entstehung von jenen anderer Thierclassen wesentlich unterschieden. Es sind vom Körper ausgeschiedene, nach aussen hin abgelagerte Producte, die als Stütz- und Schutzorgane für die betreffenden thierischen Organismen von grosser Bedeutung sind, und bezüglich des sie bildenden Vorganges der Genese des Chitinskelets der Arthropoden sich anreihen. In beiden ist die Aeusserung einer und derselben secretbildenden Thätigkeit der äusseren Hautschichte zu erblicken. Wenn auch die äusseren Schichten dieser Gebilde häufig, besonders bei massiven Schalen, dem Organismus sich entfremden, so stellen sie doch immer Theile desselben vor, und an manchen Stellen, z. B. da, wo Muskeln den Schalen inserirt sind, besteht beständig ein unmittelbarer Zusammenhang.

Die Beziehung des Mantels zur Schalenbildung ist eine sehr innige, der Mantel entsteht mit der Schale, und wo letztere sich nicht entwickelt, oder sich rückbildet, erleidet auch er Rückbildungen, wenn nicht in der Lebensweise den Mangel jenes Schutzorganes compensirende Einrichtungen bestehen (Bohrmuscheln). Dieser Zusammenhang lässt bei erkannter Homologie des Mantels auch in den Schalen- und Gehäusebildungen eine Uebereinstimmung wahrnehmen, wie sehr sie auch formal von einander verschieden sind. So wird die zweiklappige Schale der Brachiopoden in eine dorsale und ventrale oder vielleicht besser in eine vordere und hintere geschieden, indess die Schale der Lamellibranchiaten aus einer rechten und linken Klappe besteht. Diese Schalen stimmen in ihrer Bildungsweise, wie in ihrer Textur vielfach mit einander überein. Im einfachsten Falle bieten sie nur gleichartig geschichtete Lamellen dar. Diese compliciren sich durch das Vorkommen von Schichten schräg und senkrecht gerichteter Prismen, sowie durch das Auftreten von Porencanälen.

Das Flächenwachsthum der Schalen geht am freien Rande vor sich und erfolgt hier durch schichtenweise Ablagerungen von Seite des Mantels, die sich auf der Oberfläche der Schale als concentrische Ringe zu erkennen gehen. Die Verdickung der Schale wird an der ganzen Innenfläche von der Aussenfläche des Mantels besorgt. Durch diesen verschiedenen Modus der Bildung entstehen verschiedene Structurverhältnisse der fertigen Schale, deren innerer Theil aus zahlreichen, über einander liegenden und gefalteten Schichten besteht, aus denen der Perlmutterglauz sich ableitet. Auf die Perlmutterschichte folgt die

äussere, aus senkrechten Säulchen zusammengesetzte, die ihre Entstehung dem Mantelrande verdankt. Auf Rechnung des letzteren kommt auch der hornartige Ueberzug (Epidermis, Periostracum) vieler Muschelschalen.

Da beide Schalenklappen der Lamellibranchiaten dorsal — durch das Schlossband — unter einander continuirlich verbunden sind, erscheinen sie als ein einheitliches Organ, dessen beide Hälften nur durch ihr Volum wie durch die Verkalkung vom medianen Theile sich unterscheiden. Das Schlossband bildet das Verbindungsstück beider Schalen, und lässt seine Lamellen in die der Schalen übergehen. In der Nähe des Schlossbandes gelagerte, wechselseitig ineinander greifende Vorsprungsbildungen der Schalen dienen zum festen Schlusse der Schalen (Schlosszähne).

Die Cephalophoren-Gehäuse sind von den Schalen der Muschelthiere wesentlich nur dadurch verschieden, dass die Schalen-Anlage nicht nach zwei Seiten sich ausbildet, sondern sogleich als ein Continuum verkalkt. Das Gehäuse erhält sich daher stets in ausgesprochen dorsaler Lagerung zum Körper.

Die Beziehung des Mantels zum Gehäuse ist mit Hinsicht auf die Genese des letzteren verschieden. Entweder entsteht die Schale im Innern des Mantels und tritt erst später unter Zerreissung des Mantels hervor, um zur äusseren Schale zu werden, oder sie entsteht gleich anfänglich auf der Oberfläche. Ersteres Verhalten bieten die meist mit rudimentärer Schale versehenen Pleurobranchiaten und die landbewohnenden Pulmonaten. Bei diesen wird das Gehäuse sehr frühzeitig zum äusseren, und verhält sich fernerhin ebenso. Es entsteht hierbei die Frage, ob aus der Verbreitung des Vorkommens innerer Schalen (auch bei Cephalopoden) bei sonst sehr verschiedenen Abtheilungen nicht auf eine ursprünglich allgemeinere Erscheinung geschlossen werden darf.

Bei den anderen Cephalophoren ist die Entstehung der Schale auf der Oberfläche die Regel und zwar gibt sich der Besitz einer Schale als ein durchgreifender Charakter kund, indem er vielen nur vorübergehend zukommt. Ein solches vergängliches nur während des Larvenzustandes bestehendes Gehäuse besitzen z. B. die meisten Opisthobranchiaten, ferner die Pterotracheen unter den Heteropoden.

Die Schalensubstanz, Absonderungsproduct des Mantels, bietet zahlreiche Verschiedenheiten dar von weichen, bis zu festen, soliden Bildungen, als welche die Gehäuse der meisten Kammkiemer erscheinen. Erstere Schalenformen bestehen nur aus organischer Substanz. Durch Imprägnation mit Kalksalzen werden sie fester, von hornartiger Beschaffenheit, und beim Vorwiegen der anorganischen Substanzen gehen derbe Schalengebilde hervor. Durch schichtenweise Ablagerung der Schalensubstanz von Seiten der Manteloberfläche entsteht die Verdickung der Schale, sowie ihre Vergrösserung vom Mantelrande her erfolgt.

Der einfache Zustand der napfförmigen embryonalen Schale bleibt bei einigen bestehen und wird durch gleichmässiges Wachsthum in bald mehr, bald minder flache oder konische Formen übergeführt (z. B. Patella); bei der Mehrzahl dagegen entsteht durch ungleichseitiges Auswachsen eine Spiralform, die selbst wieder zahllosen Modificationen unterworfen ist. Da die embryonalen Gehäuse auch bei den später derselben Entbehrenden, zur Bergung des ganzen Körpers dienen, so wird hierin die Grundform zu suchen sein, von der die übrigen Schalenformen sich abzweigten. Nach der einen Seite gehen also daraus weiter entwickelte Gehäuse hervor, sowie andererseits die rudimentären Schalenformen sich als Rückbildungen hierzu verhalten.

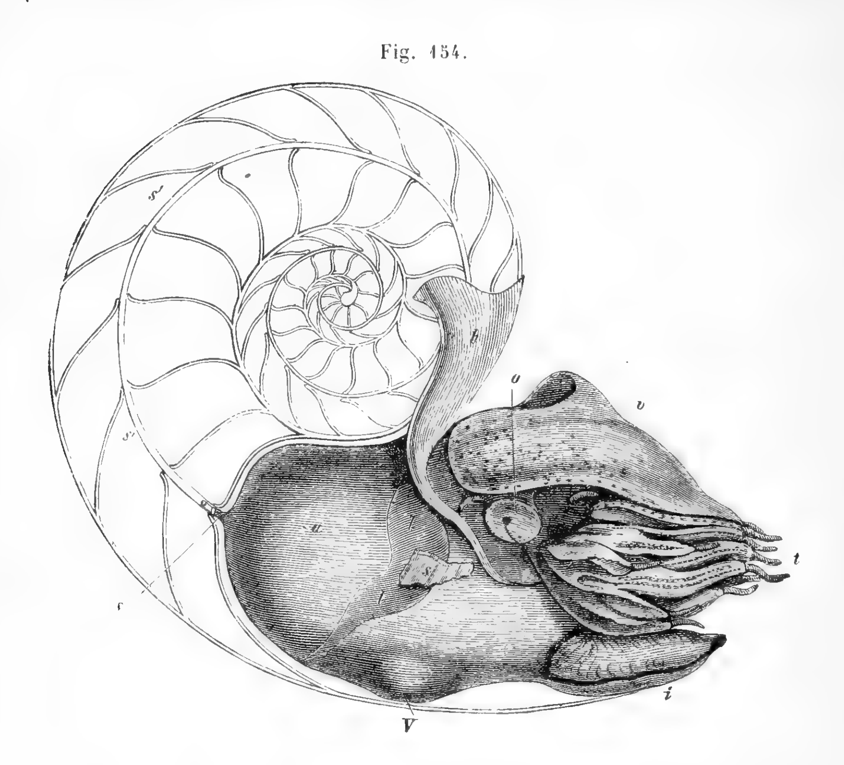
§ 242.

Die Schalenbildungen der Cephalopoden bieten in ihrer stufenweisen Ausbildung eine Parallele zu den Cephalophorenschalen. Auch hier dürfen die einfachen Formen aus den complicirteren und vollständigeren abgeleitet werden, da die geologische Reihenfolge eine allmähliche Rückbildung der Schale erkennen lässt. Sowohl hinsichtlich der Texturverhältnisse als auch in den Beziehungen zum Körper, d. i. zu dem als »Mantel« erscheinenden Abschnitt des dorsalen Integumentes ergeben sich Wiederholungen der bereits angeführten Einrichtungen. Wir treffen entweder gerade gestreckte (diese nur untergegangenen Familien angehörig), oder gewundene Gehäuse, die vom Mantel gebildet, bald das Thier vollständig umhüllen, bald in rudimentärem Zustande im Innern des Mantels verborgen sind und dann unter Aufgeben ihrer Bedeutung als Gehäuse nur noch als innere Stützorgane erscheinen.

Die vollkommener ausgebildeten Gehäuse der Cephalopoden, wie sie uns bei den fossilen Ammoniten, Orthoceratiten und den in der gegenwärtigen Periode durch eine einzige Gattung repräsentirten Nautiliden entgegentreten, zeigen einen von jenem der Cephalophorengehäuse verschiedenen Bau. Sie sind in einzelne hinter einander gelegene Kammern getheilt, von denen nur die vorderste vom Thiere bewohnt wird, obgleich auch die hinteren durch eine röhrenförmige, die Scheidewände durchsetzende Verlängerung (Sipho) des Thieres mit letzterem in inniger Verbindung stehen. Das Thier (vergl. Fig. 154) bewohnt also nur die letztgebildete, jüngste Kammer. Die einzelnen Kammern entsprechen ebensovielen Wachsthumsstufen des Thieres, welches mit jedem neugebildeten Abschnitt der Schale vorrückt und durch Bildung einer Scheidewand eine neue Kammer entstehen lässt. So verhalten sich die geraden Gehäuse der fossilen Orthoceratiten, die in einer Ebene spiralig gewundenen der Ammoniten und jene Nautiliden. Bei den letzteren (Fig. 154) schlägt sich ein Mantellappen (*b*) von der Rückseite des Thieres über einen Theil der Schale hinweg und scheint zur Verdickung derselben beizutragen. Fast ganz in den Mantel eingeschlossen

treffen wir das ähnlich, wie bei Nautilus construirte, in seinen Windungen jedoch nicht zusammenschliessende Gehäuse von Spirula und den Uebergang von den vollständig nur vom Mantel umhüllten Schalen zu jenen, die im Mantel verborgen sind, bilden die Gehäuse der fossilen

Fig. 154.



Belemniten. Dieser Vermittelung wegen sind die Reste dieser wahrscheinlich zum grossen Theile inneren Schalenformationen von grosser morphologischer Wichtigkeit. Die Kammerbildung erscheint hier nur auf einen kleinen kegelförmigen Theil, den sogenannten Phragmoconus, beschränkt, dessen einzelne, wie horizontale Kegelschnitte über einander geschichtete Kammern auch hier durch einen Sipho untereinander in Verbindung gesetzt waren. Der ganze Phragmoconus wird von Verdickungsschichten umhüllt, die sich jedoch nicht gleichmässig über ihn ausdehnen, sondern hinter seiner Spitze einen mächtigen soliden Fortsatz (Rostrum) darstellen. Der nach vorne über die Basis des Phrag-

Fig. 154. Nautilus mit dem Mediandurchschnitt der Schale. *i* Trichter. *t* Tentakel. *v* Kopflappen. *o* Auge. *b* Dorsaler Mantellappen. *ll* Verbindungsstelle des Mantels mit der Schale. *s* Ein Stückchen der Schale, welches mit dem rechten Mantelmuskel im Zusammenhang geblieben ist. *a* Mantel. *s* Sipho. *s'* Siphocanal der Schale. (Nach OWEN.)

moconus sich hinaus erstreckende lamellenartig ausgebreitete Abschnitt der Verdickungsschichten bildet das »Hornblatt«. Der Phragmoconus ist das Homologon der gekammerten Schalen der anderen Cephalopoden, während die von ihm ausgehende Lamelle, das ebengenannte Hornblatt, wie eine Verlängerung der vordersten Kammerwand sich darstellt und das massive, von der ganzen Schale zumeist am vollständigsten erhaltene Rostrum von einfachen, von dem umgeschlagenen Mantel gebildeten Verdickungsschichten abzuleiten ist.

Eine völlig im Mantel verborgene, nicht selten mit einer hinteren Spitze hervorragende und dadurch schon an die Schalenbildung der Belemniten erinnernde flache Schale stellt das als »Os Sepiae« bekannte Gebilde der Sepiden vor. Es besteht aus mehrfachen an organischer Substanz reichen Schichten, welche durch Schichten von Kalkablagerungen von einander getrennt sind, und es somit aus über einander gelagerten Blättern zusammengesetzt erscheinen lassen. Die äusserste, der sogenannten Rückenoberfläche des Thieres zugewandte Lamelle ist von besonderer Festigkeit, sie zieht sich direct in die hintere Spitze aus und bildet die Grundlage für die blättrigen Ablagerungen, die sich auf der Innenfläche der schwach gewölbten Schale oft bis zu beträchtlichem Durchmesser erheben. Diese Schalen lassen sich unmittelbar von jenen der Belemniten ableiten, besonders wenn man jene Sepienschalen, die wie S. Orbigniana in eine starke, freie Spitze auslaufen, in Betracht zieht. Die solide Spitze entspricht dem Rostrum der Belemniten, während die Alveolarhöhle der letzteren, sowie das vom Rücken derselben ausgehende Hornblatt dem ganzen übrigen Theil der Sepienschale homolog ist. Die in der Alveole der Belemniten die Kammern des Phragmoconus darstellenden Scheidewände sind in der Sepienschale durch die flach oder nur wenig concav angesetzten Lamellen repräsentirt. Anstatt von einander getrennte Kammern zu bilden, folgen die Schichten unmittelbar auf einander, und so tritt die complicirte Schale der Belemniten durch Reduction in der Sepienschale auf eine niedere Stufe. Noch mehr reducirt ist die Schale der Loliginen, welche nur durch ein langgestreccktes, biegsames, im Rückentheile des Mantels verborgenes Hornblatt (Calamus) dargestellt wird. Seiner Mitte entlang verläuft ein nach aussen vorspringender Kiel, der oben am stärksten, nach unten zu abnimmt und an den Seiten sich continuirlich in die Ränder des Hornblattes fortsetzt. Dieses Schalenrudiment entspricht dem äusseren gewölbten und an organischer Substanz reicheren Theile einer Sepienschale und ist damit auch dem Hornblatte eines Belemnitengehäuses homolog. — Endlich findet man in der Gattung Octopus, deren Mantel im Nacken nicht mehr vom Kopfe abgesetzt ist, ein Paar dünne, dem Rückenintegumente eingelagerte Plättchen als die letzten Ausläufer einer vom Mantel ausgehenden Schalenbildung, welche sich jener bei Cephalophoren beschriebenen somit vollständig parallel verhält.

Als etwas von all' diesen durch eine streng durchführbare Homologie erfassbaren Gehäusen Verschiedenes ist die Schale von Argonauta anzusehen, die nicht vom Mantel, sondern von einem lamellös verbreiterten Armpaare secernirt wird. Es ergibt sich daraus, dass auch noch andere Oberflächen-Strecken des Körpers zur Schalenbildung geeignet sind, wie denn bei den Cephalopoden etwas Aehnliches in der Bildung des sogenannten »Deckels« erscheint, welcher auf der Rückenfläche des Metapodiums vieler Prosobranchiaten auftritt, dem ins Gehäuse zurückgezogenen Thiere zum Verschlusse dienend.

Kiemen.

§ 243.

Dem Aufenthalt der Mollusken im Wasser entspricht die Art der bei ihnen verbreiteten Athmungsorgane, der Kiemen, die sämmtlich Differenzirungen des Integumentes sind, und demgemäss ursprünglich eine oberflächliche Lagerung besitzen, wenn sie auch durch Duplicaturen anderer Hautregionen (Mantelbildungen) überdeckt, und so in besonderer Höhlung — der Kiemenhöhle — geborgen sind.

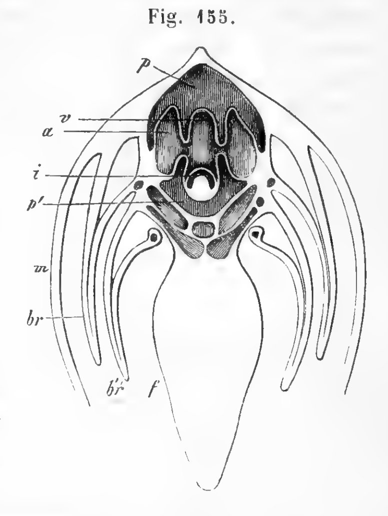
Bei den Branchiopoden fungiren die Arme als Kiemen, und zwar sind es zunächst die tentakelartigen Fädchen, welche zur Vermittelung der Athmung günstige Verhältnisse darbieten, und mit den die Arme durchziehenden Blutsinussen in Communication stehen. Doch stehen diese Gebilde mit den übrigen Kiemenbildungen der Mollusken in keinem morphologischen Zusammenhange.

Diese Kiemen der Mollusken sind seitlich am Körper befindliche Fortsätze, die im wenigst veränderten Zustand zwischen Mantel und Fuss entspringen. (Vergl. Fig. 146. *A. B. br.*) Sie bieten sowohl an Ausdehnung des ganzen Apparates als auch in Bezug auf Zusammensetzung aus einzelnen Fortsätzen eine lange Reihe vielartiger Modificationen. Unter den Lamellibranchiaten stellen sie blattartige Gebilde dar, die zwischen Mantel und dem mit dem Fuss endigenden Eingeweidesack entspringend, in die vom Mantel beiderseits umschlossene Höhle einragen (Fig. 155. *br*, *br'*). Ihr freier Rand ist gegen in Ventralfläche gerichtet.

Fast alle Muschelthiere besitzen zwei Paare solcher Kiemen, ein inneres, mediales und ein äusseres, lateral gelagertes Paar. Das erstere ist häufig das grössere. Mit Ausnahme von Anomia, bei der durch Anpassung auch zahlreiche andere Modificationen der Organisation entstanden sind, ist die Anordnung der Kiemen symmetrisch. Jedes Kiemenblatt entwickelt sich aus einer Reihe neben einander hervorsprossender Fortsätze, die bei vielen (z. B. den Arcaceen) auch ferner isolirt bleiben, und einzelne parallel neben einander gelagerte Kiemenfäden vorstellen. In dieser Art des ersten Auftretens wird der Anschluss

an die Kiemenbildungen der andern Abtheilungen erkannt. Bei der Mehrzahl dagegen geht die Kieme aus jenem embryonalen Zustande in einen andern über, indem die Kiemenfäden sich untereinander verbinden. Die Vereinigung der abgeplatteten mit der Fläche gegen einander gerichteten Fäden oder Blättchen zu einem »Kiemenblatte« geschieht bald nur durch Verkleben der Fäden, bald auch durch Verwachsung, indem von jedem Kiemenfaden aus wulstartige Vorsprünge in regelmässigen Abständen gegen einander treten und verschmelzen. Da zwischen diesen Verbindungen feine, das Wasser durchlassende Spalten übrig bleiben, erhält jedes Kiemenblatt eine gitterförmige Beschaffenheit. Jeder Kiemenfaden bildet gleich von seinem ersten Auftreten an keine einfache und solide Verlängerung, sondern vielmehr eine Schleife, und umschliesst damit einen Raum (Intrabranchialraum), der mit dem Verwachsen der Kiemenfäden das ganze Kiemenblatt durchzieht und durch die zwischen den Fäden bleibenden Spalten nach aussen communicirt. Das durch letztere eintretende Wasser sammelt sich in einem an der Befestigungsstelle des Kiemenblattes befindlichen Canal, durch den es am hinteren Körperende wieder austritt.

Fig. 155.



Jedes Kiemenblättchen umschliesst neben den blutführenden Canälen einen Stützapparat, der aus kurzen hinter einander gereihten Chitinstäbchen besteht, die somit in jeder Kiemenlamelle mehrfache Querreihen bilden.

Die Oberfläche sämmtlicher Kiemen überkleidet ein Wimperepithel. Reihen grosser Cilien ziehen sich der Länge nach an den leistenartigen Vorsprüngen der Kiemen herab, und dicht stehende feinere Cilien ordnen sich dazwischen und vollenden den zur Unterhaltung einer beständigen Wasserströmung thätigen Apparat. Am freien Rande jedes Kiemenblattes besteht eine durch Einbuchtungen jedes einzelnen Kiemenblättchens gebildete, mit längeren Cilien ausgekleidete Rinne, in der eine zum Munde führende und damit auf die Nahrungszufuhr gerichtete Wasserströmung erzeugt wird.

Bedeutende Modificationen entstehen durch Verwachsung der Kiemen, welche bei einer Ausdehnung der letzteren über den Ein–

Fig. 155. Senkrechter Querschnitt durch eine Anodonta. *m* Mantel. *br* äusseres, *br'* inneres Kiemenblatt. *f* Fuss. *v* Herzkammer. *a* Vorhof. *p p'* Pericordialhöhle. *i* Darmcanal.

geweidesack stattfindet, und entweder durch eine unmittelbare Vereinigung, oder durch eine besondere die beiderseitigen Kiemen verbindende Membran zu Stande kommt. Am meisten ist diese Verwachsung bei den sichelförmig gekrümmten Kiemenblättern von Anomia ausgeprägt, wo der ganze Kiemenapparat von dem sehr reducirten Eingeweidesacke sich entfernt hat, und nicht mehr auf die Seiten vertheilt erscheint.

Durch die Einlagerung der Kiemen in die Mantelhöhle wird die letztere zur Athemhöhle, woraus für den Mantel mannichfache, als Anpassungen erklärbare Umgestaltungen entspringen (vergl. oben § 234).

§ 244.

Der Kiemenapparat der Cephalophoren bietet bei noch grösserer Mannichfaltigkeit der einzelnen Vorrichtungen im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie bei den Muschelthieren dar, indem er in seiner typischen Form aus parallel aneinander gereihten Blättchen oder auch mehr cylindrischen Fortsätzen besteht, die von der Oberfläche des Körpers vorragen, und damit vom umgebenden Medium, dem Wasser, umspült sind, während ein Blutstrom ihr Inneres durchzieht. Noch mehr wird diese Uebereinstimmung durch die Lagebeziehungen zum Mantel ausgedrückt, zu welchem sie in denselben Verhältnissen wie bei den Lamellibranchiaten getroffen werden (vergl. Fig. 146. *B. br*). Sowohl in der Zahl als in der Ausdehnung ergeben sich gegen die Muschelthiere bedeutende Beschränkungen und dasselbe gilt auch vom Baue, der gegen jene bedeutend einfacher ist. Niemals existiren in deutlicher Weise mehr als zwei Kiemen an der Stelle der vier Kiemenblätter der Lamellibranchiaten. Eine beiderseits gleichmässige Anordnung der Kiemen in der ringsum laufenden Mantelfalte besitzen die Cyclobranchiaten. Dieses noch am meisten an die Anordnung bei den Muschelthieren erinnernde Verhalten besteht ähnlich auch bei Phyllidia. Bei den meisten übrigen ist es verloren gegangen; Fissurella und Emarginula besitzen noch zwei seitliche Kiemen in der Mantelhöhle, aber bei Haliotis liegen beide Kiemen schon auf einer Seite, und so bildet sich das bei den Ctenobranchiaten auch sonst allgemein waltende Verhältniss aus, dass in Anpassung an die von der Schale abhängige Asymmetrie der Kiemenhöhle eine (die linke) Kieme verkümmert und die der andern Seite eine grössere Ausbildung darbietet. Die verkümmerte Kieme rückt meist nahe an die andere heran, und tritt in asymmetrische Lagerung, die von der Bildung des wiederum mit der Entwickelung einer Schale in Zusammenhang stehenden Mantels abhängig erscheint.

Hinsichtlich des Baues erscheinen die Kiemen bald als einfache Falten des Integuments (z. B. bei Pteropoden), oder sie treten als blättrige, ein kammförmiges Organ darstellende Fortsätze auf, die wieder

secundäre Falten oder leistenartige Erhebungen tragen können. An die Ctenobranchiaten schliessen sich die Heteropoden an, bei denen unter Rückbildung der Schale und des Mantels es sogar zu einem Schwinden der Kiemen kommen kann (Firoloïdes).

Wenn die Kiemen schon anfänglich unter dem Mantel gelagert erscheinen, so treten sie mit der von letzterem ausgehenden Bildung einer Kiemenhöhle in noch nähere Beziehung zu demselben, wie dies schon bei den Aplysien und Pleurobranchen, mehr bei Bulliden, vollständiger bei den Prosobranchiaten der Fall ist. Die Mantelhöhle oder ein besonderer Abschnitt derselben hat sich hier zur Kiemenhöhle umgestaltet, zu welcher meist nur durch einen als »Athemloch« bezeichneten Ausschnitt am Rande der Zugang gestattet ist. Indem dieser Theil des Mantelrandes in einen rinnenförmigen Fortsatz auswächst, bildet sich ein Zuleiteapparat für das der Athmung dienende Wasser, analog den Siphonen der Muschelthiere (vergl. oben § 235).

An diese Einrichtungen schliessen sich Aenderungen der Lage und Anordnung der Kiemen bei einem Theile der Opisthobranchiaten, der mit der Schale zugleich den Mantel verloren hat. Hier finden sich als Kiemen blattförmige oder büschelartige ramificirte Anhangsgebilde bald in der Nähe des Afters (Doris), bald reihenweis über den Körper vertheilt (Tritonia, Scyllaea). Wenn man in richtiger Würdigung der Thatsache, dass die Beschalung der Larven aller Opisthobranchiaten die Ableitung dieser Cephalophoren von schalentragenden Formen nothwendig macht, auch für die Kiemen eine ursprüngliche Lagerung in einer Mantelhöhle annehmen muss, so wird man in Berücksichtigung der gleichfalls in der Mantelhöhle befindlichen Afteröffnung die Anordnung der Kiemen bei den Doriden als eine im Wesentlichen von jenem Zustand her erworbene betrachten dürfen. Von da an ergeben sich nun mannichfache Uebergangsformen zu einer grösseren Vertheilung der Kiemen über den Rücken des Körpers, zugleich Modificationen der Kiemen selbst, die, wie auch ihre specielle Gestalt sein mag, immer mehr blossen Hautfortsätzen ähnlich erscheinen. Ebenso wichtig als diese Uebergangsformen sind jedoch die Beziehungen jener Organe zum circulatorischen Apparate, woraus für dieselben die völlige Uebereinstimmung mit Kiemen hervorgeht. In ihren weitest differenzirten Formen erscheinen die Kiemen dann über den ganzen Rückentheil des Körpers verbreitet, jederseits in ein-

Fig. 156.



Fig. 156. Ancula (Polycera) cristata von der Rückenfläche. *a* Afteröffnung. *br* Kiemen. *t* Tentakel. (Nach ALDER und HANCOCK.)

fachen oder mehrfachen Reihen von Papillen oder zottenartigen Fortsätzen, die sogar wieder Verästelungen darbieten können (Aeolidier). Der Verlust des Gehäuses gestattet also eine grössere Ausbreitung der Kiemen, sowie die Entstehung und Ausbildung jenes Schutzorgans auf eine Beschränkung der Lage der Kiemen wirkt.

Bei manchen Opisthobranchiaten kommt es zu einer Rückbildung dieser Kiemen, wo bei dann wieder das gesammte Integument die respiratorische Function übernimmt (Phyllirhoë, Elysia, Pontolimax).

Die andere aus der zuerst vorgeführten Einrichtung des Athmungsapparates hervorgehende Modification gründet sich auf die Entwickelung des respiratorischen Canalsystems in der Wandung der Mantelhöhle. Bei manchen Kiemenschnecken verbreitet sich jenes Netzwerk von Canälen auch über die Kiemen hinaus in benachbarte Theile der Kiemenhöhle, die dadurch an der Athmungsfunction sich betheiligen kann. Durch einen solchen von der Mantelhöhle gebildeten und von einem respiratorischen Canalsysteme begrenzten Hohlraum bildet sich der Uebergang zu einer andern Art der Athmung, der Luftathmung. Die Mantelhöhle oder vielmehr ein Theil ihres vom übrigen gesonderten Raumes wird zur Lunge. Ein solches den für das Leben im Wasser organisirten Mollusken ursprünglich fremdes Organ ist in einzelnen Fällen mit Aenderung der Lebensweise entstanden, und als eine durch Anpassung erworbene Bildung anzusehen. Zugleich mit einer Kieme findet sich eine Lunge bei Ampullaria, wo sie einen parallel mit der Kieme gelagerten, mit contractiler Mündung versehenen Sack vorstellt. Ganz verloren gegangen ist die Kieme bei der landbewohnenden Gattung Cyclostoma, welche wie Ampullaria im Baue mit Kiemenschnecken übereinstimmt.

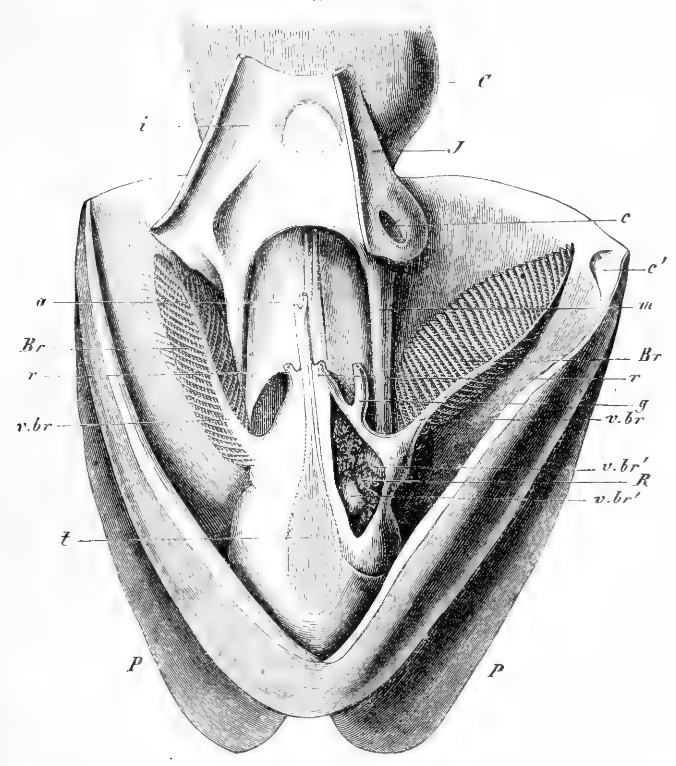
Endlich treffen wir einen Theil der Mantelhöhle in eine Lunge umgewandelt bei den das Land bewohnenden oder im Süsswasser lebenden Pulmonaten; die Luftathmung ist hier die ausschliessliche. Als Lunge erscheint eine vom Mantel überwölbte Cavität, welche durch eine seitlich am Mantelrande befindliche, durch stark entwickelte Muskulatur verschliessbare Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. Ein Theil der Decke dieser Mantelhöhle wird von einem reichen leistenförmige Vorsprünge bildenden Gefässnetze durchzogen, und in diesem sammeln sich rückführende Canäle zu einem zum Vorhofe des Herzens führenden Gefässstamme.

§ 245.

Die Classe der Cephalopoden bietet in dem Verhalten der Kiemen wieder engern Anschluss an die Mehrzahl der übrigen. Die Kiemen nehmen ihre Entstehung zwischen Mantel und Fuss (Fig. 147. 150. *b*) in ganz ähnlicher Weise, wie sie bei manchen Gasteropoden dauernd erscheinen. Erst mit der Entwickelung des Mantels rücken sie in die

Tiefe, und lagern dann in einer Mantelhöhle, die nicht, wie bei den meisten Cephalophoren vorne, sondern wie bei den Pteropoden, an der bei Vergleichung des Thiers mit den Cephalophoren der Hinterseite gleich zu setzenden Fläche sich öffnet (siehe Fig. 147. *A. B. br*). Bei

Fig. 157.



allen sind die Kiemen symmetrisch angeordnet, vier sind bei Nautilus, bei allen übrigen lebenden Cephalopoden nur zwei vorhanden.

Jede Kieme bietet meist eine pyramidale Gestalt dar, mit der Spitze nach aussen gerichtet, mit der Basis nach innen (Fig. 157. *Br*).

Fig. 157. Mantelhöhle und Trichter von Sepia officinalis. Die Mantelhöhle ist durch einen Medianschnitt der Länge nach geöffnet. Man sieht darin in der Mitte den Eingeweidesack vorragen, hinter dem zwei Muskelpfeiler *m* emporsteigen, zu Trichter und Kopf. Zwischen diesen Pfeilern liegt die Schale nur von einer dünnen Membran bedeckt. *Br* Kieme. *v br* Kiemenvene. *v br'* Bulbusartige Erweiterung derselben. *t* Tintenbeutel. *r* Mündung des Excretionsorganes, welches rechterseits geöffnet dargestellt ist und in *R* die Venenanhänge erblicken lässt. *g* Genitalpapille. *a* After. *J* Trichter, durch einen medianen Längsschnitt geöffnet. *i* Zungenförmiges Organ. *c* Vertiefung zur Aufnahme des am Mantelrande liegenden Vorsprunges (Mantelschloss) *c'*. *C* Kopf. *P* Flossen.

Sie besteht entweder aus dicht aneinander liegenden, sich allmählich gegen die Spitze hin verjüngenden Blättchen (Nautilus und die meisten Loliginen), oder aus vielfach gewundenen Hautfaltengruppen, welche zwischen den beiden am Kiemenrande sich hinziehenden Kiemengefässstämmen ihren Ursprung nehmen (Octopoden).

Der Athmungsmechanismus combinirt sich auch hier mit der Ortsbewegung der Thiere. Bei jedesmaliger Erschlaffung der Muskulatur des Mantelrandes strömt Wasser in die Kiemenhöhle durch deren Spalte, namentlich zu beiden Seiten des Trichters, ein und wird nach Bespülung der Kieme durch die Contractionen des Mantels wieder ausgetrieben. Dabei schliesst sich die Spalte der Athemhöhle, so dass nur noch der Trichter als Ausweg besteht, der dem Wasser zum Durchtritte dient und sich beim Ausstossen desselben activ betheiligt.

Inneres Skelet.

§ 246.

Bei der Mehrzahl der Weichthiere wird der Mangel eines inneren Skelets aufgewogen durch die in § 241 beurtheilten Schalen und Gehäuse, die häufig auch zu inneren Stützen werden können. So sind die unter den Brachiopoden bei den Terebratuliden vorkommenden festen, die Arme tragenden Gerüste nur innere Fortsetzungen der äusseren Schale und deshalb nicht als wahre innere Skelete anzusehen. Dieser Apparat wird bei Terebratula durch zwei von der dorsalen Schale ausgehende Leisten gebildet, die, nachdem jede mit einer anderen, vom Boden der Schale kommenden Leiste sich vereinigt hat, nach vorne verlaufen, um dann bogenförmig sich nach hinten zu wenden, und in der Mitte mit einander sich zu vereinigen (vergl. Fig. 159). Andere Gattungen bieten zahlreiche Modificationen dar.

Anders verhalten sich innere Stützorgane bei den Cephalophoren. Im Kopfe dieser Thiere liegen, von der Muskulatur des Pharynx umschlossen, zwei oder zuweilen auch vier mehr oder minder innig mit einander verbundene Knorpelstückchen, die für die Reibplatte und ihre Adnexa einen Stützapparat bilden und für einen Theil der Pharynxmuskulatur, besonders für die Muskeln der Reibplatte, Insertionsstellen darbieten.

Fig. 158.

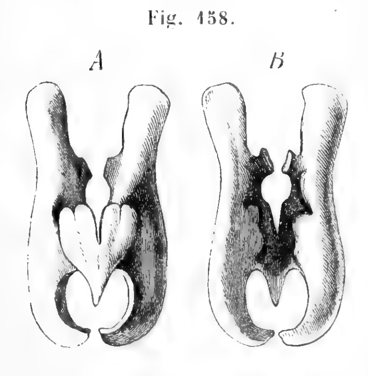


Fig. 158. Kopfknorpel von Nautilus. *A* von hinten. *B* von vorne. (Nach Valenciennes.)

Reichlicher entwickelt treffen wir knorpelige Stützorgane bei den Cephalopoden. Das bedeutendste derselben liegt im Kopfe und dient als Hülle der Nervencentren, als Stütze der Seh- und Hörorgane, sowie als Ursprungsstelle einer reichen Muskulatur. Bei Nautilus wird dieser Kopfknorpel durch zwei median verschmolzene, vorne wie hinten in Fortsätze ausgezogene Stücke dargestellt (Fig. 158), welche den Anfangstheil der Speiseröhre umfassen. Um vieles mehr entwickelt ist der Kopfknorpel der Dibranchiaten. Er besteht aus einem mittleren, vom Oesophagus durchbohrten Theile und zwei Seitenflügeln, welche bald nur als flache Ausbreitungen erscheinen und dann zur Bildung von Orbiten mit accessorischen Knorpelplättchen versehen sind, bald in höherer Ausbildung auch nach oben in Fortsätze übergehen und die Orbita vollständiger umschliessen. In dem vom Oesophagus durchsetzten Theile des Kopfknorpels lagert das centrale Nervensystem.

Ausser dem Kopfknorpel besitzen die Dibranchiaten noch andere knorpelige Skeletstücke. Ein Rückenknorpel ist der verbreitetste. Derselbe liegt bei den Sepien als ein halbmondförmiges Stück im vordern Dorsaltheile des Mantels, und setzt sich seitlich in zwei schmale Hörner fort, die bei Octopus, wo das Mittelstück geschwunden, selbständig fortbestehen.

Dazu kommt noch ein Knorpelstück im Nacken, sowie zwei Knorpel an der Trichterbasis, die Schlossknorpel. Sie sind weniger constant als die an der Basis der Flossen liegenden Knorpelstücke, die bei allen mit Flossen versehenen Dibranchiaten zur Befestigung der Flossenmuskulatur bestehen.

Muskelsystem.

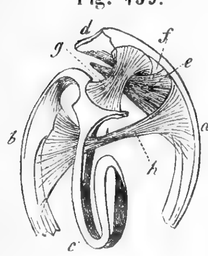
§ 247.

Aus dem Vorkommen eines mit dem Integumente verbundenen Hautmuskelschlauches, sowie der im Ganzen, trotz der vielgestaltigen Modificationen doch einförmigen Bildung äusserer Stützapparate wird die geringe Entfaltung gesonderter Muskelbildungen verständlich. Eben dahin wirkt der Mangel innerer Stützorgane in den unteren Abtheilungen, oder deren geringe Entwickelung in den höheren Classen. Die Muskulatur besteht aus bandförmigen Fasern, an denen Andeutungen von Querstreifen nicht selten auf eine höhere Differenzirung hinweisen.

Ausser der unmittelbar dem Hautmuskelschlauche angehörenden Muskulatur, wie jene des Mantels und der Arme, findet sich bei den Brachiopoden eine Anzahl von selbständigen, die Leibeshöhle durchsetzenden Muskeln (vergl. Fig. 159), welche zum Oeffnen und Schliessen der Schale, sowie zu Drehbewegungen dienen. Da, wie oben gezeigt, die Schalen der Brachiopoden von jenen der Lamellibranchiaten verschieden sind, so hat die innere Muskulatur mit jener der letzteren morphologisch nichts gemein.

Bei den Lamellibranchiaten sind vorzüglich Schliessmuskeln entwickelt, die quer oder schräg durch den Körper von einer Schalenklappe zur andern ziehen. Sie sind entweder auf zwei weit von einander liegende Gruppen — eine vordere (Fig. 144, 164. *ma*), und eine hintere (*mp*) — vertheilt und bilden zwei getrennte Muskeln (Unio, Anodonta), oder beide Muskeln nähern sich einander und treten endlich zu einer einzigen, die Mitte der Schale einnehmenden Masse zusammen (Austern). Zum Rückziehen des Fusses wirken gleichfalls besondere dem Integument verwebte Muskeln, die vom Rücken der Schale entspringen und zuweilen in mehrere Paare gesondert sind. Diese Retractoren finden sich wieder bei den gehäusetragenden Cephalophoren. Sie bilden hier meist einen einfachen, im Grunde des Gehäuses entspringenden Muskel, der sich, an Umfang zunehmend, zu den vordern Körpertheilen begibt. Bei den Pteropoden strahlt er in die Flossen aus. Bei den Gasteropoden versorgt er ausser dem Fuss noch den Kopf mit dem Anfang des Darmrohrs (Schlundkopf). Er gibt besondere Bündel an andere hervorstreckbare Theile, so an die Tentakel und das Begattungsorgan ab. Von der Spindel des Gehäuses entspringend und auch in seinem Verlaufe ihr anliegend, wird er als M. columellaris bezeichnet. Auch bei den Heteropoden ist er vorhanden und hat seine Endausbreitung im Kielfusse. Ausser diesen Muskeln finden sich noch einzelne zu den Eingeweiden tretende Bündel.

Fig. 159.



Durch das Bestehen eines entwickelten inneren Skeletes wird die Muskulatur der Cephalopoden differenzirter. An den Kopfknorpel befestigen sich bei Nautilus zwei mächtige Retractoren, die seitlich in der Wohnkammer der Schale entspringen (Fig. 154. *s*). Bei den mit innerer Schale versehenen Dibranchiaten (Decapoden) nehmen dieselben Muskeln ihren Ursprung von der Wand des Schalenüberzuges und bei den Octopoden von einem dort liegenden Knorpel. Von diesen beiden Muskeln zweigen sich zwei Züge für den Trichter ab. Ein anderes mächtigeres Muskelpaar entspringt im Nacken des Thieres und tritt breit zur Ventralfläche in den Trichter. Auch im Mantel ordnet sich die Muskulatur in gesonderte Lagen, und die Flossenmuskeln zeigen ebenso deutlich getrennte Schichten. Die Muskulatur der Arme entspringt zum Theil vom Kopfknorpel, und umschliesst einen in der Armaxe verlaufenden Canal.

Fig. 159. Muskulatur von Terebratula. *a b* Die beiden Schalenhälften. *c* Das Armgerüste. *d* Der Stiel. *e f g h* Muskulatur zum Oeffnen und Schliessen der Schale. (Nach Owen.)

Nervensystem.

Centralorgane und Körpernerven.

§ 248.

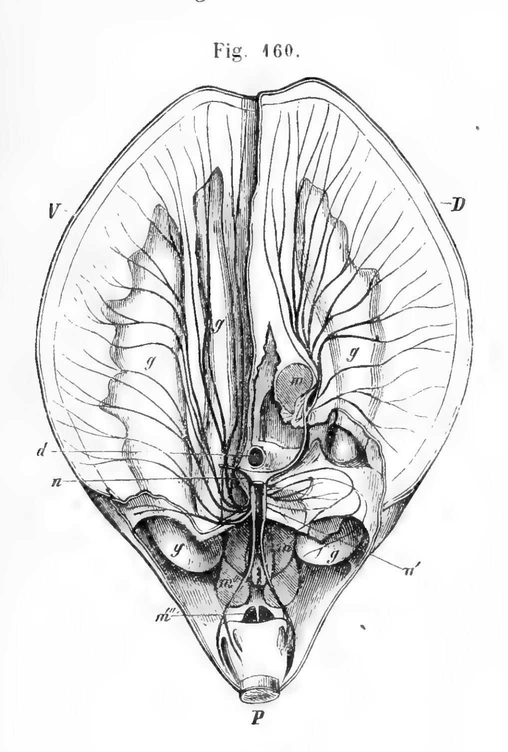
Auch für dieses Organsystem können wir bei den Würmern Anknüpfungen nachweisen. Der gesammte Centralapparat scheidet sich nämlich in eine obere dem Anfang des Darmrohrs aufliegende Ganglienmasse, die oberen Schlundganglien, und eine ventral gelagerte, durch Commissuren mit der ersteren verbundene Masse, die unteren Schlundganglien. Beide sind paarig und setzen sich wieder aus einzelnen mehr oder minder deutlich abgegrenzten Gangliencomplexen zusammen. Vom Nervensystem der ungegliederten Würmer unterscheidet sich das Nervensystem der Mollusken durch das Vorkommen einer unteren Schlundganglienmasse, und von jenem der gegliederten Würmer wie auch der Arthropoden ist es durch den Mangel einer Wiederholung derselben untern Ganglienpartie verschieden. Der letzteren Form steht es aber dennoch am nächsten, da in den unteren Schlundganglien eine der Bauchganglienkette oder doch dem ersten Ganglion derselben homologe Einrichtung besteht. Die Thatsache, dass untere Ganglien bei Würmern meist mit einer Metamerenbildung auftreten, mag auch für die Mollusken dahin verwerthet werden, im Zusammenhalte mit andern Organisationsverhältnissen (siehe Circulations- und Excretionsorgane) die Andeutung einer Metamerie zu erkennen. Demnach ist die Bildung der untern Schlundganglienmasse nicht etwa als eine Verlegung sonst in obern Ganglien enthaltener Apparate nach der ventralen Seite, aber auch nicht als eine nur durch die Ausbildung der ventralen Körpertheile (vorzüglich des Fusses) erworbene Neubildung zu erklären, sondern auf demselben Wege, auf dem auch bei Würmern die Differenzirung ventraler Ganglien erscheint.

Der so gebildete Schlundring erleidet eine Reihe von Modificationen, die sich vorzüglich in der Lagerung der Ganglien, sowie in einer feineren Differenzirung dieser Theile kund geben. Die Ganglien können in ihrer Masse bald oben oder unten, bald auch mehr seitlich präponderiren, je nach der Entfaltung der sie verbindenden Fasermassen (Commissuren). So können die unteren zur Seite rücken und sowohl unter sich als auch mit den oberen durch lange Commissuren verbunden sein; oder sie können sich mit den oberen derart verbinden, dass eine untere Ganglienmasse zu fehlen scheint, und nur ein Commissurstrang den Schlundring an der ventralen Seite vervollständigt. Zum Theile leitet sich hieraus die Verschiedenheit der Ursprungsstellen der Nerven gewisser Sinnesorgane ab. Die wechselnde, fast an allen Theilen des Schlundringes stattfindende Lagerung der Ganglien lehrt zugleich, dass in vielen Fällen die Annahme eines

absoluten Mangels einzelner Abschnitte des Gangliensystems eine ungerechtfertigte ist, so dass wir also da, wo z. B. nur ein einziges Ganglion oben oder unten an einem Schlundringe vorkommt, dasselbe nicht blos einem oberen oder blos einem unteren Schlundganglion aequivalent ansehen dürfen, sondern es muss solches als der ganzen Summe von Ganglien, die in entwickelteren Verhältnissen am Schlundringe sich finden, homolog gelten.

Das peripherische Nervensystem entspringt aus den Centratheilen des Schlundringes und vertheilt sich an den Körper, häufig unter Verbindung mit kleineren Ganglien. Mit den oberen Schlundganglien (seltener mit den unteren) steht gleichfalls eine Anzahl andererGanglien durch verschieden lange Commissuren in Verbindung, die wir sammt den von ihnen ausgehenden Nerven als ein sympathisches oder Eingeweidenervensystem ansehen. In der allgemeinen Anlage entspricht dasselbe jenem bei den Würmern und den Gliederthieren vorgeführten und zerfällt wie dort in einen vorderen und hinteren Abschnitt.

Fig. 160.



Das Nervensystem der **Brachiopoden** wird aus Ganglienmassen zusammengesetzt, die in der Nähe des Oesophagus (Fig. 160. *d*) lagern. Solch' ein grösseres Ganglion (*n*) liegt (bei Terebratuliden) dicht am Oesophagus und schickt um denselben zwei zu kleineren Ganglien tretende Commissuren, die einen Schlundring herstellen. (In der Fig. 160 ist derselbe nicht angegeben und muss um den Oesophagus (*d*) verlaufend gedacht werden.) Die Hauptäste des grossen,

Fig. 160. Nervensystem von Waldheimia von der dorsalen Fläche aus. Die dorsale Schalenklappe ist entfernt, ebenso die linke Hälfte des dorsalen Mantels *D*, der somit auf der rechten Seite sichtbar ist. *V* Linke Hälfte der ventralen Mantellamelle, *P* Stiel. *d* Oesophagus, durchschnitten. (Ein Paar vor dem Oesophagus liegender Ganglien, die durch dünne Fädchen mit dem Ganglion *n* verbunden sind, sind nicht angegeben.) *n* Vorderes, *n'* hinteres Oesophagalganglion. *g g* Geschlechtsorgane. *m* Occlusor-Muskel. *m'* Divariator. *m''* Ventraler Adjustor. *m'''* Accessorischer Divariator. (Nach A. Hancock.)

unter dem Oesophagus liegenden Ganglion treten nach Bildung einer Anschwellung (*n'*) zum Stiele. Von diesen Anschwellungen treten reich verzweigte Nerven zur ventralen Mantellamelle ab, während die dorsale ihre Nerven unmittelbar vom Hauptganglion empfängt. Sieht man nun, wie oben (§ 223) erörtert wurde, die beiden Schalen sammt den bezüglichen Mantellamellen als dorsale und ventrale, so werden die kleinen, dem Oesophagus aufgelagerten Ganglien den Hirnganglien anderer Mollusken entsprechen, und ihre geringe Ausbildung von dem Mangel höherer Sinnesorgane ableitbar sein.

§ 249.

Bedeutende Uebereinstimmungen bietet das Nervensystem der höheren Mollusken, indem bei Allen ein Schlundring vorhanden ist, der seine mannichfaltigen Modificationen theils aus Differenzirungen, theils aus Rückbildungen ableiten lässt.

Die relativ geringe Entwickelung der oberen Schlundganglien ist bei den Lamellibranchiaten aus dem Mangel eines mit Sinnesorganen versehenen Kopfes abzuleiten. Die oberen meist dicht über der Mundöffnung gelegenen Ganglien (Fig. 161. *a*) treten häufig so zur Seite, dass zwischen ihnen eine längere Commissur besteht (Lucina, Panopaea, Anodonta, Unio, Mytilus, Arca, Cardium, Pholas u. a.). Diese obern Schlundganglien geben ausser ansehnlichen nach hinten verlaufenden Verbindungssträngen zu einem dem Eingeweidenervensystem angehörigen Ganglion nur einige kleinere Zweige ab. Die unteren Schlundganglien haben den Verbreitungsbezirk ihrer Nerven im ventralen Theile des Körpers besonders im Fusse, daher sie als Fussganglien (ganglia pedalia) bezeichnet werden. Sie lagern an der Wurzel des Fusses zuweilen auch tiefer in ihn eingebettet. Je nach der Entwickelung des Fusses und der Entfernung desselben vom vorderen Theile des Körpers sind die Commissurstränge von verschiedener Länge. Bei wenig ausgebildetem Fusse, oder wenn derselbe sehr weit nach vorne gerückt ist, können obere und untere Schlundganglien einander beträchtlich genähert sein (Solen, Mactra). Sogar eine Aneinan-

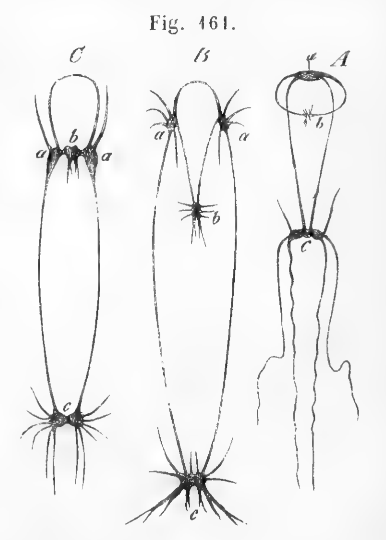


Fig. 161. Nervensystem von Lamellibranchiaten. *A* von Teredo, *B* von Anodonta, *C* von Pecten. *a* Obere Schlundganglien (Gehirnganglien). *b* Untere Schlundganglien (Fussganglien). *c* Kiemen- oder Eingeweideganglien.

derlagerung kann stattfinden, wie dies bei Pecten sich trifft (Fig. 161. *C*), wo die durch eine weitgespannte Bogencommissur verbundenen oberen Ganglien (*a*) die kleineren Fussganglien (*b*) zwischen sich nehmen. Die voluminöse Ausbildung der Fussganglien hängt von der Entwickelung des Fusses ab. Sie sind in der Regel, ohne ihre Selbständigkeit aufzugeben, innig mit einander verbunden. Die peripherischen Nerven der oberen Schlund- oder Gehirnganglien haben ihre vorzügliche Verbreitung in den dem Munde zunächst gelegenen Körpertheilen und senden auch Aeste zum Mantel. Bei einigen erscheinen diese Mantelnerven (Fig. 164. *t'*) als zwei starke Stämme, die dann am Rande des Mantels mit anderen, dem Eingeweidenervensystem angehörigen Aesten sich verbindend entweder einen einfachen stärkeren Randnerven, oder ein förmliches Nervengeflechte darstellen helfen.

§ 250.

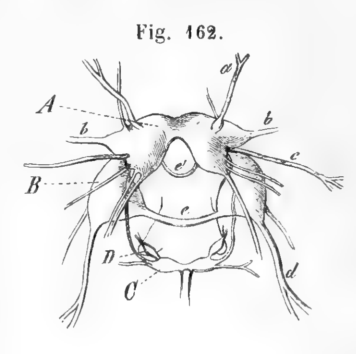
Die Ausbildung eines Kopfes und die Entfaltung von mehrfachen oft sehr hoch differenzirten Sinnesorganen in demselben lässt das Nervensystem der Cephalophoren von jenem der vorigen Abtheilungen vorzüglich durch die grössere Ausbildung der Gehirnganglien ausgezeichnet erscheinen. Es besteht nicht allein eine grössere Anzahl einzelner Ganglienpartieen, sondern auch eine innigere Verbindung der Ganglien unter einander, wodurch ein höherer Centralisationsgrad ausgedrückt ist. Ein Fehlen der oberen Schlundganglien oder vielmehr eine Vereinigung derselben mit den anderen unterhalb des Schlundes, so dass nur eine einfache Commissurschlinge über den Oesophagus hinweg läuft, ergibt sich bei den schalentragenden Pteropoden und erinnert an die bei Lamellibranchiaten gesehene Bildung. Doch dürfte hierin mehr eine mit der aus dem Fusse hervorgehenden Flossenbildung zusammenhängende Rückbildung zu erkennen sein. Von den Ganglienmassen gehen starke Nerven theils zu den Flossen, theils seitlich an den Mantel, sowie auch einige weniger bedeutende Fäden rückwärts an die Eingeweide zu verlaufen scheinen.

Eine andere aus der typischen Form ableitbare Bildung spricht sich in der Trennung der unteren Ganglien aus, zwischen denen eine verschieden lange Commissur sich entwickelt. Wenn nun in demselben Maasse die seitlichen Commissuren verkürzt werden, so nähern sich die Fussganglien den Gehirnganglien und können endlich ihnen dicht angelagert sein. Dieses Verhalten ist bei sehr vielen Opisthobranchiaten ausgesprochen, doch kann auch hier eine Annäherung der Fussganglien unter sich und an die oberen Ganglien stattfinden, so dass der Schlundring, mit Zurücktreten der Commissurstränge, aus einer zusammenhängenden Ganglienmasse gebildet wird (z. B. Doridopsis).

Die einzelnen Ganglien, vornehmlich die oberen, sind immer in mehrfache aus Haufen von Ganglienzellen gebildete Gruppen gesondert,

von denen bestimmte Nerven hervorgehen, so dass sie nach dem functionellen Werthe der letzteren bestimmt werden können. So gehen aus dem medialen Ganglienpaare unter andern die Tentakelnerven hervor, und man hat es, um so mehr als es auch durch Grösse sich auszeichnet, als Hirnganglion benannt. Ein hinter diesem gelegenes Ganglienpaar sendet Nerven zu den Kiemen oder zu Visceralganglien, und wird als Kiemenganglion der obern Schlundnervenmasse unterschieden. Dieser Abschnitt ist besonders bei den Opisthobranchiaten entwickelt, und soll das Kiemenganglion vorstellen, welches bei den anderen Cephalophoren wie bei den Lamellibranchiaten nur durch lange Commissuren mit den oberen Schlundganglien in Verbindung steht. Während die Fussganglien in den oben erwähnten Abtheilungen zu den oberen Ganglien emporrücken, bleiben sie bei andern einander genähert, so bei den meisten Prosobranchiaten und bei den Pulmonaten. Ihre Beziehung zum Fusse geben sie durch ihre Lagerung bei den Heteropoden zu erkennen, indem sie hier, durch lange Commissuren mit den Gehirnganglien im Zusammenhange, an die Basis der Flosse gerückt sind. Die beide Fussganglien vereinigende Quercommissur (Fig. 162. *e*), welche den Schlundring ventral abschliesst, kann bei dem Aneinanderrücken der beiden Fussganglien sich vervielfältigen, oder es besteht zwischen den Kiemenganglien eine besondere den Oesophagus umgreifende Commissur, wie z. B. bei Aeolidiern (Fig. 162. *e'*).

Fig. 162.



Von den peripherischen Nerven nehmen die für die Sinnesorgane aus den oberen Schlundganglien ihren Ursprung. Ansehnliche Stämmchen treten zu den Kopftentakeln, in denen sie in der Regel eine Ganglienbildung eingehen. Auch für Seh- und Hörorgane treten Nerven ab. Die unteren Schlundganglien versorgen den Fuss, der bei vollständiger Ausbildung zwei starke Stämme empfängt. Ausserdem gehen noch Zweige an andere Theile des Hautmuskelschlauchs.

§ 251.

Im Anschlusse an die bei den Cephalophoren gegebenen Verhältnisse steht das Nervensystem der Cephalopoden. Die centralen Appa-

Fig. 162. Centrales Nervensystem einer Aeolidie (Fiona atlantica). *A* Obere Schlundganglienmasse, aus den vorderen oder Cerebral- und hinteren oder sogenannten Branchial-Ganglien bestehend. *B* Fussganglien. *C* Buccalganglien. *D* Gastro-ösophagealganglien. *a* Nerv zu den oberen (hinteren) Tentakeln. *b* Nerv zu den unteren Tentakeln. *c* Nerv zu den Geschlechtsorganen. *d* Fussnerven. *e* Commissur der Fussganglien. *e'* Commissur der Branchialganglien. (Nach R. Bergh.)

rate bilden hier einen Schlundring mit so kurzen Commissuren, dass die ganglionären Partieen sich dicht aneinander drängen. Die Gesammtmasse des Schlundringes wird zum grössten Theil von der knorpeligen Schädelkapsel aufgenommen, so dass nur der vordere und untere Theil davon unbedeckt bleibt und statt dessen eine besondere Membran als Hülle besitzt. Dieser Verschluss ist unvollständig bei den Tetrabranchiaten, vollständig bei den Dibranchiaten, bei denen die vom Schlundringe entspringenden Nerven durch Löcher im Knorpel ihren Austritt nehmen. Weiter ist der Ring bei Nautilus, enger zusammengerückt sind seine einzelnen Theile bei den Dibranchiaten.

Die obere Partie des Schlundringes ist die minder beträchtliche. Sie wird entweder durch ein quer liegendes Doppelganglion dargestellt (Nautilus, Fig. 163. *a. a*), oder durch mehrere kleine, hinter einander liegende Ganglienmassen (Octopoden). Bei den Decapoden sind diese mehr concentrirt, so dass sie fast wie eine einzige Masse erscheinen. Diese setzt sich, nur eine kleine zum Durchtritt der Speiseröhre dienende Oeffnung umfassend, seitlich in die untere, beträchtlich grössere fort, an welcher immer mehrere symmetrische Ganglienpartieen, mehr oder minder innig mit einander verbunden sind und vielerlei Deutungen erfuhren. Vier solche Ganglienmassen, jederseits mit den oberen Ganglien zusammenhängend, sind bei Nautilus vorhanden. Das vordere Paar (*b*) entsendet Nerven zu den Tentakeln (*t'*), auch zu einem Ganglien-Paare (*t*), welches den Lippententakeln Zweige abgibt. Das hintere Ganglienpaar gibt viele Nerven (*m*) zu den grossen Schalenmuskeln, ferner Verbindungen zu den Eingeweideganglien (Kiemenganglien). Concentrirter erscheinen diese zwei Paar Ganglien bei den Dibranchiaten, bei denen zugleich die Verbindung mit den oberen Ganglien so innig wird, dass alle zusammen fast eine einzige Nervenmasse bilden. Die Scheidung der unteren in einen vordern und einen hintern Abschnitt ist aber auch hier noch deutlich, wenn sie auch nicht mehr durch einen Zwischenraum getrennt sind. Von dem hinteren Theile treten ausser Nerven zum Mantel und den zur Verbindung mit den Eingeweideganglien bestimmten Nerven, noch ein Paar Stämmchen nach der Seite zu zwei im Mantel gelagerten Ganglien (G. stellata), von welchen nach allen Seiten Nerven für den Mantel

Fig. 163.

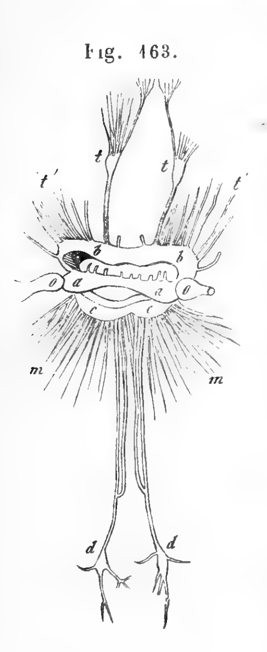


Fig. 163. Nervensystem von Nautilus pompilius. *a* Obere, *b* untere Ganglien des Schlundrings, *c* hintere Ganglien (Gangl. stellata). *d* Eingeweideganglien. *m* Mantelnerven. *t t'* Tentakelnerven. (Nach OWEN.)

ausstrahlen. Somit werden diese bei den Tetrabranchiaten fehlenden Ganglien von der hinteren Partie der unteren Schlundnervenmasse ersetzt. Die Armnerven entspringen gleich den Tentakelnerven von Nautilus, sie sind nicht selten von ihrem Ursprunge an eine Strecke weit vereinigt, und lösen sich erst dann divergirend ab. Auch die Hörnerven gehen von den unteren Ganglien ab, die Sehnerven dagegen nehmen von den Gehirnganglien ihren Ursprung und jeder bildet dicht hinter dem Auge ein ansehnliches Ganglion.

Für eine genaue Vergleichung der Centralorgane der Cephalopoden mit jenen der Cephalophoren fehlen bis jetzt noch feste Anhaltepuncte, und es ist nur als wahrscheinlich anzuführen, dass die bei den ersteren vorhandene reichlichere Entwickelung der ventralen Ganglien dem primitiven Zustande näher steht, so dass nicht blos die von den Tetrabranchiaten auf die Dibranchiaten sich fortsetzende Erscheinung der Centralisirung der unteren Schlundganglienmassen, sondern auch noch eine das Volum betreffende Reduction dem bei Cephalophoren bestehenden Verhalten jener Ganglien zu Grunde liegt.

Eingeweidenerven.

§ 252.

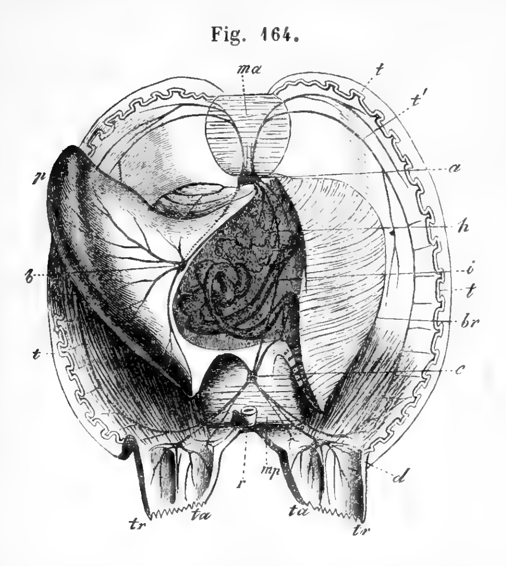
Die um den Schlund gruppirten Ganglienmassen und die davon ausgehenden Nerven bilden ein Körpernervensystem, mit dem sich ein die Eingeweide versorgendes, besondere Ganglien besitzendes Eingeweidenervensystem auf ähnliche Weise wie bei den Würmern und Arthropoden verbindet.

In ausgesprochener Weise tritt es in den höheren Classen auf und lässt die schon bei den niedern Typen aufgeführten allgemeinen Verhältnisse wahrnehmen. Wie dort, ist auch hier ein zweifacher Abschnitt vorhanden, nämlich ein vorderer, dessen Verbreitungsbezirk sich auf die Mundorgane und den Anfangstheil des Darmcanals beschränkt; dann ein hinterer, der den übrigen Theil des Nahrungscanals, die Athmungs-, Kreislauf- und auch Genitalorgane mit Nerven versorgt. Beide Abschnitte können mit einander vorkommen; doch ist der hintere am meisten verbreitet. Beide haben ihre Wurzeln im Schlundringe, entweder in den oberen oder in den unteren Nervenmassen und sind auf ihrem Verlaufe mit eigenen Ganglien ausgestattet.

Der vordere Abschnitt des Eingeweide-Nervensystems ist bei den Lamellibranchiaten nur durch wenige Nervenfädchen vertreten. Um so entwickelter ist der hintere Theil, dessen centrale Partie von dem grössten Ganglion des gesammten Nervensystems dargestellt wird. Es ist dies der dem hinteren Schliessmuskel angelagerte Nervenknoten (Fig. 161. *c*, Fig. 164. *c*), welcher durch lange Commissuren mit den Gehirnganglien in Verbindung steht. Dieser Umstand, sowie die be-

trächtliche Grösse des Ganglions hat manche Anatomen veranlasst, es dem animalen Systeme einzureihen, während doch gerade die besagte Verbindung, sowie seine Lage es als Homologon eines bei den Cephalophoren unzweifelhaft dem Eingeweidenervensystem angehörigen Ganglions erscheinen lässt. Das Ueberwiegen an Grösse über die anderen Ganglien kann hierbei nur ein unwesentlicher Umstand sein, welcher der beträchtlichen Entwickelung der zu versorgenden Theile parallel läuft. Man vermag an diesem Ganglion zwei durch kurze Commissuren verbundene Hälften zu erkennen, die sich verschieden nahe rücken und zuletzt einen einfachen viereckigen Knoten vorstellen, je nachdem die beiderseitigen Kiemen dieser Thiere frei oder mit einander verwachsen sind. Schon aus diesem Umstande geht die Beziehung dieses Ganglions zu den Kiemen hervor; noch deutlicher wird sie durch die starken, aus jenen hervortretenden und die Kiemen versorgenden Nervenstämme. Diese Verhältnisse begründen seine Bezeichnung als Ganglion branchiale. Ausser Zweigen zu den benachbarten Partieen des Mantels gibt es noch zwei starke Nerven ab, die bei vielen Lamellibranchiaten an den Mantelrand verlaufen und dort entweder mit den von den Gehirnganglien entgegenkommenden Nerven verschmelzen oder in eine längs des ganzen Mantelrandes verbreitete Plexusbildung übergehen.

Fig. 164.



Bei vorhandener Siphonenbildung treten von dem besagten Ganglion starke Nerven ab und verzweigen sich nicht nur auf der ganzen Länge der Athmungsröhren, sondern gehen auch noch eine besondere, an der Basis der Siphonen gelegene Ganglienbildung ein (Fig. 164. *d*). Solche Siphonalganglien finden sich bei Solen, Mactra, Mya, Lutraria, Cytherea u. a. Bezüglich der vom Branchialganglion zu den äusseren Organen gehenden Nerven ist nur wenig bekannt. Dergleichen sind beobachtet bei Pinna, Anomia, sowie bei Arca und Solen, wo sie

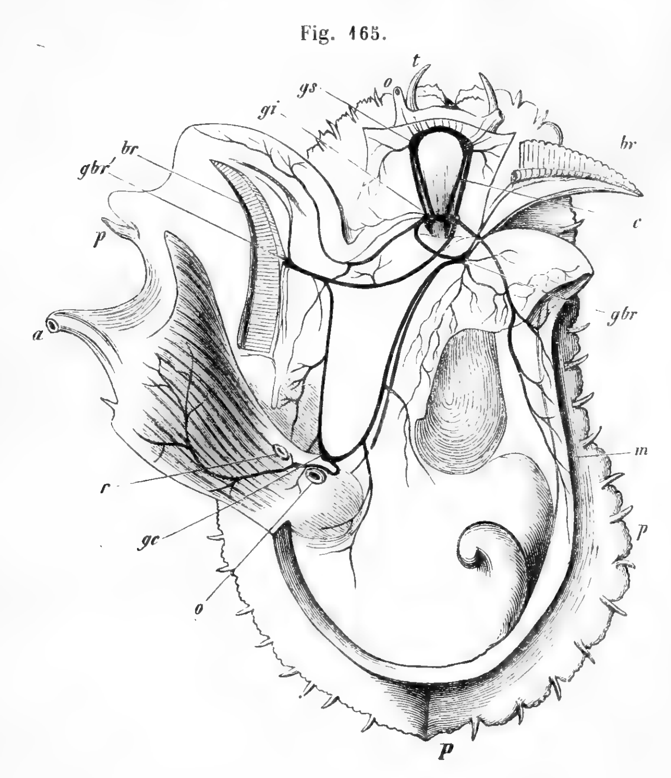
Fig. 164. Nervensystem von Cytherea Chione. *a* Obere Schlund- (Gehirn-) Ganglien. *b* Fussganglien. *c* Eingeweide- oder Fussganglion. *d* Ganglien der Athemröhren (Siphonalganglien). *ma* Vorderer, *mp* hinterer Schliessmuskel der Schale. *p* Fuss. *t* Mantelrand. *t'* Mantelrandnerv. *br* Kieme. *i* Darmcanal. *h* Leber. *r* Enddarm. *tr* Athemsipho. *ta* Cloakensipho. (Nach Duvernoy.)

entweder vom Ganglion selbst oder von dessen Commissursträngen hervorgehen.

§ 253.

Mit der Entwickelung des Kopftheiles und complicirter Mundorgane tritt bei den Cephalophoren der vordere Abschnitt des Eingeweidenervensystems in selbständiger Ausbildung hervor. Nur bei den schalentragenden Pteropoden scheint er rudimentär zu sein. Sonst wird er aus einem oder mehreren Paaren von Ganglien gebildet, die dem Schlundkopf aufgelagert, mit dem oberen Ganglion des Schlundrings

Fig. 165.



in Zusammenhang stehen. Diese Buccalganglien (Fig. 162. *c*) sind in der Regel durch eine ventrale Commissur vereinigt und können auch in ein Einziges zusammenfliessen, oder durch mehrfache vertreten sein. Die von ihnen entspringenden Nerven versorgen die Mundorgane, treten

Fig. 165. Nervensystem von Haliotis. Das Thier ist nach Entfernen der Schale vom Rücken geöffnet. *t* Tentakel. *o* Augen. *br* Kieme. *p* Penis. *r* Ausmündung der Niere. *a* After. *ov* Geschlechtsöffnung. *p* Epipodium. *m* Mantelrand. *gs* Obere Schlundganglien. *gi* Untere Schlundganglien. c Schlundringcommissuren. *gbr gbr'* Kiemenganglion. *gc* Ganglion anale. (Nach Lacaze-Duthiers.)

von da auch auf den Oesophagus, bei den Pulmonaten sogar bis zum Magen. Aehnliches findet sich auch bei Opisthobranchiaten (z. B. bei Doris) vor. —

Der hintere Abschnitt des Eingeweidenervensystems weist gleichfalls mehrere Ganglien auf. Bei den Abranchiaten wird er durch feinere Nervengeflechte gebildet, welche am Darmcanal verbreitet sind. Bei den meisten übrigen Cephalophoren liegt ein, zuweilen auch verschmolzenes Ganglienpaar an der Basis der Kiemen und versorgt diese, sowie auch die Eingeweide mit Nervenzweigen. Dieses Ganglion zeigt sich besonders da, wo es durch Commissuren mit den oberen Schlundganglien in Zusammenhang steht, z. B. bei Aplysia, als das Homologon des Branchialganglions der Muschelthiere. Wo es in zwei Ganglien (Fig. 165. *br br'*) aufgelöst ist, sind diese unter einander in Verbindung und können an der Commissur noch ein drittes verschiedene Organe versorgendes Ganglion (Fig. 165. *gc*) besitzen, wie bei Haliotis, oder es schliessen sich noch mehrere Ganglien daran. Die Verbindung dieser Ganglien mit dem Schlundringe wird dann gewöhnlich von Nerven besorgt, die einem Paare der unteren Ganglien entspringen. Bei Cyclostoma gehen sie aus ungleichen Anschwellungen der seitlichen Commissuren des Schlundrings hervor. Der rechte Nerv verläuft nach der linken Seite, und der linke nach rechts, so dass sie unterwegs sich kreuzen. Dieser Verlauf, sowie die ganze Asymmetrie der Anordnung dieses Nervensystemabschnittes steht mit der asymmetrischen Lagerung der Kiemen sowohl, wie auch des Herzens im Zusammenhang, ist also eine secundäre Anpassung.

§ 254.

Unter den Cephalopoden scheint den Tetrabranchiaten der vordere Abschnitt des Eingeweidenervensystems als gesonderter Theil zu fehlen, indem die betreffenden Nerven direct aus der Ganglienmasse des Schlundrings hervorkommen. Der hintere, ebenso mächtig entwickelte Abschnitt entspringt mit einem oder zwei starken Stämmen von der hinteren Peripherie der unteren Schlundringmasse. Die Stämme bilden in der Nähe des Herzens ein Ganglion, welches zwei starke Zweige an die Kiemenherzen sendet und dort wiederum eine Ganglienbildung eingehen lässt. Ein hieraus entspringendes Nervenstämmchen nimmt unter reichen Verzweigungen längs der Kiemenarterie seinen Verlauf.

Bei den Dibranchiaten wird der vordere Abschnitt aus einem oder zwei oft ansehnlichen Buccalganglien gebildet, die entweder dicht der oberen Nervenmasse anlagern (Octopoden), oder entfernter davon dem Pharynx aufliegen und durch Nervenstränge mit der oberen Nervenmasse verbunden sind (Loliginen). Häufig steht damit durch seitliche Commissuren noch ein unteres, aber ziemlich grosses Ganglion in Verbindung, welches auch mit der unteren Nervenmasse des Schlundrings

communicirt. Von allen diesen Ganglien gehen feine Zweige an die benachbarten Mundtheile, und ein starker, im unteren Buccalknoten wurzelnder Nerv läuft (bei Ommastrephes) in zwei parallele Stämmchen gespalten längs des Oesophagus zum Magen, um hier ein ansehnliches Ganglion darzustellen, welches auch noch mit der hinteren Abtheilung des sympathischen Systems in Verbindung steht. Die hiervon ausstrahlenden Nerven verlaufen zu Magen, Blinddarm und Leber.

Die hintere Abtheilung des Eingeweidenervensystems wurzelt im hinteren Theil der unteren Ganglienmasse des Schlundrings, und schickt ausser kleinen Fäden zwei stärkere längs des grossen Venenstammes herab. Diese vereinigen sich entweder hier in ein Ganglion, aus dem neben Verbindungen zum Magenganglion Nerven für die Kiemen abgehen, oder die letzteren gehen unmittelbar aus den unteren Schlundganglien hervor und treten an der Kiemenbasis in den Kiemenganglien anderer Mollusken homologe Ganglien über (Fig. 165. *d d*), deren Nerven längs der Kiemen verzweigt sind.

Sinnesorgane.

Tast- und Riechorgane.

§ 255.

In dem Verhalten der Sinnesorgane schliessen sich die Mollusken enge an die Würmer an. Den Gefühlssinn treffen wir überall, wo nicht Hartgebilde bestehen, an der Körperoberfläche verbreitet, und als anatomische Vorrichtungen trifft man an verschiedenen Körperstellen in verschiedener Vertheilung feine, borstenartige Verlängerungen von Zellen, die wenigstens theilweise im Zusammenhange mit Nerven erkannt sind. Diese Gebilde finden sich am beständigsten an speciell als Tastorgane fungirenden Körpertheilen, die meist von ansehnlichen Nerven versorgt, als Fortsätze des Integumentes, Tentakel, sich darstellen.

Die in einer Doppelreihe die Arme der Brachiopoden besetzenden Fädchen dürfen vielleicht hieher gezählt werden. In grosser Verbreitung bietet auch der Mantelrand der Lamellibranchiaten, bald in seinem ganzen Umfange, oft in mehreren Reihen angebracht (z. B. bei Mactra, Lima, Pecten u. a.), bald nur auf gewisse Stellen beschränkt solche Tentakelbildungen, die auch nicht selten an den Siphonen vorhanden sind, und in beiden Fällen zur Controlirung der mit dem Wasser in die Mantelhöhle gelangenden Theile verwendet werden. Diese Gebilde zeigen eine beträchtliche Contractilität und erhalten Fädchen vom Randnerven des Mantels.

Auch die Fortsatzbildungen am Mantelrande vieler Cephalophoren, sowie nicht minder die Cirren am Rücken vieler Opistobranchiaten können als solche Organe thätig sein.

Ob das bei den Muschelthieren den Mund seitlich besetzende Lappenpaar hierher gerechnet werden darf, ist zweifelhaft, dagegen finden wir an den in fast regelmässiger Verbreitung bei den Cephalophoren sich findenden Kopftentakeln jene Tastorgane in grösserer Menge angebracht. Sehr häufig kommen ihnen noch besondere Differenzirungen an den die Endapparate tragenden Strecken zu.

Wenn es nicht sehr schwer ist, den vorhin aufgeführten Organen eine Function in der Wahrnehmung von Tasteindrücken zuzuschreiben, so ist es fast unmöglich, eine Reihe anderer Organe physiologisch zu bestimmen, die gleichfalls mit dem Integumente verbundene Sinnesorgane sind. Es sind grösstentheils wimpertragende Stellen, zu denen ein Nerv verläuft, der häufig dort Anschwellungen bildet. Welche Qualität des umgebenden Mediums auf diese Organe erregend wirkt, ist unsicher, und es geschieht nur auf eine sehr entfernte Analogie hin, wenn man sie als Riechorgane auffasst.

An die Nähe der Athmungsorgane sind sie bei den Cephalophoren gebunden, wo ich sie bei Heteropoden und Pteropoden in allgemeiner Verbreitung auffand. Bei den nackten Gattungen dieser Abtheilungen liegt oberflächlich, dicht an den Kiemen ein solches Wimperorgan, welches bei Pneumodermon radförmig gestaltet ist. Die schalentragenden besitzen es in der Mantelhöhle. Bei den Pteropoden lagert es als eine quere Leiste an dem Theile der Mantelhöhlenspalte, durch welchen das Wasser seinen Weg zu den Kiemen nimmt.

Bei den Opisthobranchiaten soll das hintere Tentakelpaar die Rolle eines Riechorganes spielen und besitzt dieser Function gemässe Umgestaltungen höchst variabler Art, wobei eine Oberflächenvergrösserung durch Leisten und mannichfache andere Vorrichtungen erkennbar wird. Ein Wimperbesatz scheint nie zu fehlen. Wenn man beachtet, dass hier die Athmung grösstentheils in Organen vollzogen wird, die dem Rücken des Thieres entspringen, so erscheint die Beziehung der als Riechorgane fungirenden Tentakel ähnlich wie jene der vorerwähnten Apparate, und damit mag auch die zuweilen weit nach hinten gerückte Stellung dieser Tentakel in Zusammenhang stehen.

Die Cephalopoden zeigen Riechorgane in bestimmterer Form. Es sind zwei hinter den Augen liegende Grübchen oder auch flach stehende Papillen, welche mit Wimperhaaren überkleidet sind. Zwischen den wimpertragenden Zellen treten die Fortsätze der tiefer gelegenen Riechzellen empor. Ein neben dem Sehnerven entspringender Nerv versorgt sie.

Sehorgane.

§ 256.

Sehorgane kommen allen freierer Bewegung sich erfreuenden Abtheilungen der Mollusken zu. Sie sind dagegen, wie auch sonst, bei

den festsitzenden Formen rückgebildet, wenn sie auch während des Larvenlebens vorhanden waren. In diesem Falle finden sich Brachiopoden, deren Larvenform in einem dem Nervencentrum aufgelagerten Pigmentfleckenpaar Andeutungen von Augen besitzt.

Solche dem Nervencentrum angelagerte und dem Kopfe zugetheilte Gebilde sind bei den Lamellibranchiaten gleichfalls nur im Larvenzustande beobachtet, sogar mit einem lichtbrechenden Körper versehen, und erliegen später der Rückbildung.

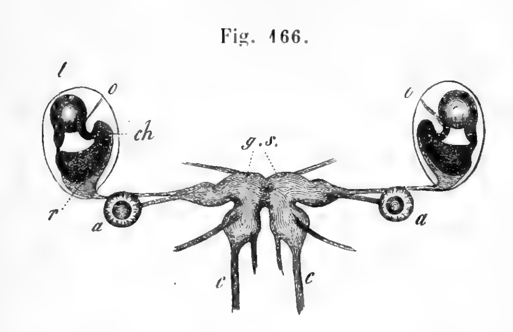
Anders verhält es sich mit den Organen, die meist in hoher Ausbildung am Mantelrande vieler Blattkiemer sitzen, und von besonderen Augenstielen getragen werden (Arca, Pectunculus, Tellina, Pinna u. a.) und bei manchen (Pecten, Spondylus) durch ihren von einem im Augengrunde gelegenen Tapetum herrührenden smaragdgrünen Farbenglanz schon den älteren Forschern aufgefallen waren. Obgleich in dem Baue dieser Augen manches Eigenthümliche besteht, so stimmen sie doch im Wesentlichen mit den Sehorganen anderer Mollusken überein. Die Nerven empfangen sie von den am Mantelrande verlaufenden Stämmchen. In der Ausbildung dieser Organe herrschen manche Verschiedenheiten, und zuweilen werden sie durch blosse Pigmentflecke vertreten. Diese Einrichtung muss von dem bereits früher hervorgehobenen Gesichtspuncte aus beurtheilt werden, nach welchem Differenzirungen von Sinnesorganen aus einfachen Nervenendigungen an jeder Stelle des Integumentes möglich sind, so dass diese Augen des Mantelrandes nur functionell den sonst am Kopfe liegenden Sehorganen vergleichbar sind und morphologisch eigenartige, wie ähnliche Organe bei den Würmern, aus Anpassung entstandene Bildungen vorstellen.

Die Augen der Cephalophoren wie der Cephalopoden zeichnen immer nur zu einem Paare vorhanden den Kopftheil des Thieres aus. Sie werden bei den ersteren häufig durch blosse dem oberen Schlundganglion aufgelagerte Flecke vertreten, und sind bei dem Verluste freier Ortsbewegung verschwunden (Dentalium, Vermetus). Auch bei Chiton fehlen sie, wie den meisten Pteropoden. In der einfachsten Form lagert das Auge unter dem Integumente (z. B. bei vielen Opisthobranchiaten). Bei anderen ist es in den Hautmuskelschlauch eingebettet, und erhält damit eine oberflächliche Lagerung, wodurch zugleich die Bildung eines längern Sehnerven bedingt wird. Die das Auge tragende Körperstelle findet sich dann in der Regel an der Tentakelbasis (Prosobranchiaten, Süsswasserpulmonaten), die sich zu einem besonderen Augenstiele (Ommatophor) umbilden kann. Oder es steht das Auge auf einem vom Tentakel entspringenden Fortsatze (Strombus, Pterocera), oder dieser Fortsatz ist vom Tentakel entfernt und damit selbständig geworden (Landpulmonaten). Durch den Augenstiel erhält das Auge Beweglichkeit, die bei den Heteropoden dadurch gegeben ist, dass der Augenbulbus von einer weiten Kapsel umschlossen (Fig. 166. *o*) und durch Muskeln an jene befestigt wird. Durch die Thätigkeit der letzteren

vermag der Bulbus seine Stellung zu ändern. Die Gestalt des Bulbus ist meist rundlich oder oval, sehr eigenthümlich bei den Heteropoden (Fig. 166).

Der Bulbus besitzt eine dünne äussere Umhüllung, die nach vorne in die vom Integumente gebildete Cornea (Pellucida) übergeht. An dem hinteren Umfange des Bulbus lagert eine ganglionartige Anschwellung (r) des Sehnerven. Nach innen folgt die Netzhaut mit den Endapparaten des Sehnerven, die in einer gegen den Binnenraum des Auges gerichteten Stäbchenschichte angebracht, von der äussern Netzhautschichte durch eine Pigmentlage getrennt sind. Eine dicht hinter der Cornea gelagerte und nach hinten von einer Glaskörperschichte umgebene Linse (l) füllt den Binnenraum des Auges.

Fig. 166.



§ 257.

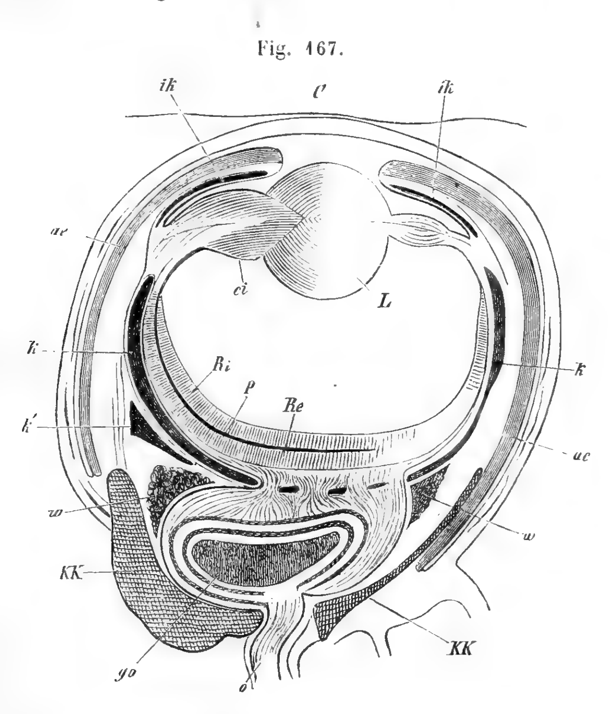
In engem Anschlusse an das Auge der Cephalophoren findet sich das Cephalopoden-Auge. Bei Nautilus bildet jeder von einer Art Augenstiel getragene Bulbus eine seitliche Vorragung (s. oben Fig. 154. o), die bei einigen Dibranchiaten angedeutet ist, während der Bulbus sonst von Fortsätzen des Kopfknorpels eine Stütze empfängt, und wie in einer Orbitalhöhle lagert. Die Kapsel des Bulbus geht bei Nautilus in den Augenstiel über, bei den Dibranchiaten legt sie sich an die knorpelige Orbita an, und umschliesst daselbst eine Ganglienbildung des Sehnerven (Fig. 170. *go*), die bei Nautilus durch eine den Bulbus in weiterer Ausdehnung überkleidende Schichte vorgestellt wird. Vorne bildet die Augenkapsel einen dünnen als Cornea bezeichneten Ueberzug (c), hinter welchen die lichtbrechenden Medien des Bulbus lagern. Diese Cornea fehlt bei Nautilus, bei dem auch eine Linse vermisst wird. Die Augenkapsel setzt sich daher vorne unmittelbar in eine mit dem Integumente des Augenstieles zusammenhängende Membran fort, die eine pupillenartige ins Innere des Bulbus führende Oeffnung trägt.

Diese directe Communication des Binnenraums des Bulbus mit dem umgebenden Medium ist bei den Dibranchiaten durch das Vor-

Fig. 166. Obere Schlundganglien und Sinnesorgane von Pterotrachea. *gs* Obere Schlundganglien (Gehirn). *c* Commissuren. *o* Augenkapsel. *l* Linse. *ch* Pigmentschichte (Chorioïdea). *r* Ganglion-Ausbreitung des Sehnerven. *a* Hörorgan.

kommen einer Linse (*L*) aufgehoben, da aber der durchscheinende Theil der Augenkapsel bei manchen (Loligopsis, Histiotheutis etc.) ganz fehlt oder von einer Oeffnung durchbrochen ist (Sepia, Loligo, Octopus), wird die vordere Fläche des von der Kapsel umschlossenen Bulbus noch von Wasser bespült. Dieser nach aussen communicirende Raum setzt sich nicht nur durch das Sehloch zur Linse fort, sondern dehnt sich auch in verschiedenem Maasse um den Bulbus. Bei Vielen bildet das Integument nur im Umkreise der Cornea Falten, die als »Augenlider« bald an beschränkter Stelle vorkommen, bald im ganzen Umkreise sich erheben, und dann mit Schliessmuskeln ausgestattet zu einem Schutzapparate des Auges werden.

Fig. 167.



Die Grundlage des Bulbus bildet eine knorpelige Kapsel (Fig. 167. *k*), welche in dem die Pupille umschliessenden Abschnitt des Bulbus als Irisknorpel (*ik*) auftritt. Ausserhalb dieses Augenknorpels lagert hinten das Sehnervenganglion, in dessen Umkreis ein bald sehr weit nach vorne ragendes, bald beschränktes weissliches Organ (*w*)

Fig. 167. Horizontalschnitt durch das Auge von **Sepia** (Schema). *KK* Kopfknorpel. *C* Cornea. *L* Linse. *ci* Ciliarkörper der Linse. *R* Innere Schichte der Retina. *Re* Aeussere Schichte der Retina. *P* Pigmentschichte der Retina. *o* Sehnerv. *go* Sehnervenganglion. *k* Augapfelknorpel. *ik* Irisknorpel. *w* Weisser Körper. *ae* Argentea externa. (Nach HENSEN.)

sich findet. Darauf folgt eine Längsfaserschichte von Muskeln, sowie endlich eine bis zum Pupillenrande sich fortsetzende silberglänzende Membran, welche als Argentea externa (*ae*) den Ueberzug des Bulbus gegen den vorerwähnten Raum bildet. Nach innen von ihr liegt eine zweite ähnliche Membran (Argentea interna). Am hinteren Umfange der knorpeligen Kapsel (*k*) treten aus dem Ganglion (*go*) kommende Nervenbündel durch mehrfache Oeffnungen des Knorpels zur Netzhaut, welche nach innen von der Knorpelkapsel sich bis nahe an den Rand eines die Linse tragenden Organes fortsetzt. Sie besteht im Wesentlichen aus denselben Schichten wie die Retina der Cephalophoren, indem sie eine innere (*Ri*) den percipirenden Apparat enthaltende, von einer äusseren (*Re*) durch eine Pigmentlage (*P*) geschiedene Schichte wahrnehmen lässt. Von der Muskelfaserschichte aus setzt sich eine Bindegewebslamelle nach innen zur Linse (*L*) fort, welche sich am Rande der letzteren einsenkt und sie in zwei durchaus getrennte Theile spaltet, einen vordern kleineren und einen hinteren grösseren, beide zusammen einen ovalen Körper vorstellend, dessen Längsaxe der Augenaxe entspricht. Sowohl auf der vorderen als auf der hinteren Fläche jener Bindegewebslamelle lagern epitheliale Verdickungen, die zusammen ein am Rande der Linse in letztere umbiegendes Lamellensystem vorstellen und als Ciliarkörper (*ci*) (Corpus epitheliale nach HENSEN) bezeichnet werden. Der Raum hinter der Linse wird von einer Flüssigkeit ausgefüllt.

Hörorgane.

§ 258.

Die als Hörorgane bezeichneten Theile sind von den bei Würmern bestehenden Bläschen ableitbar, in denen feste Concretionen oder auch krystallinische Gebilde (Otolithen) enthalten sind. Zu der Bläschenwand tritt der Nerv, der in den genauer untersuchten Fällen mit einem Theile der die Hörbläschen auskleidenden Zellen in Verbindung steht.

Den Brachiopoden kommen nur im Larvenstande Hörorgane zu, als zwei dem Nervencentrum angelagerte Bläschen, die bei festsitzenden Thieren rückgebildet zu sein scheinen.

Fig. 168.

Die Lamellibranchiaten besitzen die Hörbläschen dem Fussganglion angelagert. Das Innere des Bläschens wird von einem Wimperepithel (Fig. 168. *e*) ausgekleidet, und umschliesst einen kugeligen Otolithen (*o*). Zuweilen rücken diese Bläschen von den Ganglien ab, und sind nur mit einem Nerven im Zusammenhang (Flussmuscheln) oder sie liegen

Fig. 168. Hörorgan von Cyclas. *c* Gehörkapsel. *e* Wimpertragende Epithelzellen. *o* Otolith. (Nach LEYDIG.)

tiefer im Fusse (Cythera). — Auch bei den Cephalophoren liegen sie bald in der Nähe der oberen Schlundganglien und dann sind sie mit diesen durch einen kurzen, den Hörnerven repräsentirenden Stiel verbunden (Heteropoden, viele Opisthobranchiaten), bald finden sie sich den unteren Schlundganglien benachbart, in welchem Falle der gleichfalls von den oberen Ganglien entspringende Hörnerv bedeutend verlängert ist, und meist einen vom Bläschen her sich fortsetzenden Canal umschliesst (Prosobranchiaten, Pulmonaten).

Die Verhältnisse der Otolithen sind im Ganzen wechselnder als in der vorigen Classe; bald sind sie zahlreich vorhanden, bald grösser und dann in geringerer Zahl, bald endlich nur von einer einzigen, kugelrunden, concentrisch geschichteten Concretion gebildet (Heteropoden) (Fig. 166. *a*). Eine Wimperauskleidung der Hörblase scheint regelmässig vorzukommen. Manchmal (Heteropoden) sind die Cilien durch starre, nur an der Ursprungsstelle bewegliche Haare vertreten, die um so mehr als Hörhaare bezeichnet werden dürfen, als mit den sie tragenden Zellen Nerven in Zusammenhang zu stehen scheinen. Sie können dann den Hörhaaren anderer Thiere functionell an die Seite gesetzt werden, doch erübrigt noch der allgemeinere Nachweis des Zusammenhanges der Epithelzellen mit dem Nervenapparate, auf den übrigens die Sonderung des Epithels in verschiedene Zellformen hinweist (Pulmonaten).

In der Form der Hörwerkzeuge der Cephalopoden lässt sich eine wesentliche Verschiedenheit von den Hörbläschen der andern Mollusken insofern erkennen als die Bläschen aus Differenzirungen des Ectoderms entstehen, und bei vielen auch später noch durch einen feinen Canal mit der Körperoberfläche in Verbindung bleiben. Bei Nautilus liegen die beiden Hörbläschen dem Kopfknorpel an. Bei den Dibranchiaten dagegen sind sie in den Knorpel selbst eingetreten, so dass sie auch nach aussen von demselben umschlossen sind. Damit ist ein häutiges und ein knorpeliges Labyrinth unterscheidbar, das zu den betreffenden Theilen der Vertebraten ein Analogon abgibt.

Die Form der Hörbläschen ist einfacher bei den Octopoden, durch Ausbuchtungen und Vorsprünge bei den Decapoden complicirter. Zugleich ist die Verbindung mit dem Knorpel inniger, während das Hörbläschen der Octopoden ziemlich lose in seiner Höhle liegt. Der in einer wässerigen Flüssigkeit befindliche Otolith ist verschieden gestaltet, bald flach, bald rundlich, und kann in kleinere, nadelförmige Stücke zerfällt werden. Die Endigungen der Hörnerven unterscheidet man an Verdickungstellen des Epithels als »Hörplatte«, an der die Zellen haarförmige Fortsätze (Hörhaare) aussenden (Sepia), und dann als eine meist gebogen verlaufende »Hörleiste«, die ebenfalls modificirtes Epithel trägt.

Wie die Genese dieser Organe sie in der Abtheilung der Mollusken als selbständige Gebilde darstellt, so sind sie auch von jenen der

Vertebraten gänzlich verschieden, da der Hörnerv vom untern Schlundganglion seinen Ursprung nimmt.

Excretionsorgane.

§ 259.

Ausser den mancherlei bereits bei dem Integumente aufgeführten Organen, welche der Excretion dienen, bestehen noch andere auf der Oberfläche des Körpers mündende Organe, die eine viel wichtigere Rolle spielen.

Diese typischen Excretionsorgane der Mollusken sind den unter den Würmern verbreitet getroffenen Organen homolog, die dort als nierenartige bezeichnet werden, und bei den Annulaten als Schleifencanäle erscheinen. Wir finden sie bei den Mollusken mit einer äusseren Oeffnung beginnen und auf kürzerem oder längerem Wege in die Leibeshöhle ausmünden. Die innere Mündung ist meist durch besondere Vorrichtungen, am häufigsten, vielleicht allgemein, durch Wimperbesatz ausgezeichnet. Schon durch diese Vermittelung einer Communication der Binnenräume des Körpers mit dem umgebenden Medium vermögen sie der Wassereinfuhr in den Körper zu dienen, sowie sie auch sonst wie ihre Homologa bei den Würmern noch anderen Verrichtungen vorstehen können. Zu diesen gehört die Beziehung zu den Geschlechtsorganen, die bei einem Theile der Lamellibranchiaten noch nachweisbar ist, und auch bei den Cephalopoden die hypothetische Ansicht begründet, dass die Ausführwege der Geschlechtsproducte aus solchen Excretionsorganen entstanden. Ihre Beziehung zur Excretion ist daher keineswegs beständig. Wo die letztere ihnen zugetheilt ist, treffen wir an den sonst einfacheren Canälen Umbildungen, besonders hinsichtlich der Wandungen, an denen ein drüsiger Bau sich erkennen lässt. In solchen Fällen können sie zufolge der chemischen Constitution ihrer Producte als »Nieren« betrachtet werden. Die mikroskopische Untersuchung weist dann immer Secretionszellen nach, mit einem aus granulären oder concentrisch geschichteten Concrementen gebildeten Inhalt, wie solche auch in den Harnausscheidungen anderer Thiergruppen eine grosse Rolle spielen.

Am wenigsten modificirte Verhältnisse besitzen die Brachiopoden, deren Organe entweder zu zwei Paaren oder nur in einem Paare vorhanden sind. Im ersteren Falle (Rhynchonella) gehören zwei Canäle der sogenannten dorsalen, zwei der ventralen Hälfte an, woraus zugleich wieder ein Grund zur Unterscheidung der letzteren in vordere und hintere, entspringt. Die dorsalen fehlen bei Lingula und den Terebratuliden. Die meist in der Nähe der Armbasis nach aussen geöffneten Canäle münden nach bogenförmigem Verlaufe in die Leibeshöhle

mit einer durch radiale Faltungen ausgezeichneten trichterförmigen Erweiterung. Diese Mündung durchsetzt das Ileoparietalband und wird dadurch gegen den Pericardialraum gerichtet. Das Ileoparietalband steht damit zur inneren Mündung in einem mit einem Dissepimente von Würmern übereinstimmendem Verhalten (vergl. oben §. 136).

Obgleich die Wandungen dieser Canäle durch Vorsprünge, zottenartige Fortsätze oder Faltungen eine drüsige Beschaffenheit zu besitzen scheinen, so ist bezüglich ihrer Function nur ihr Verhältniss zu den Geschlechtsorganen bekannt, welche sie als Oviducte erscheinen lässt.

§ 260.

Bei den höheren Mollusken bietet das Excretionsorgan in allen wesentlichen Beziehungen mit den Brachiopoden Uebereinstimmung; aber es erleidet zahlreichere Modificationen, so dass nur noch die Verbindungen, die eine nach aussen, die andere nach innen gegen den Pericardialsinus, also die beiden Enden des ursprünglichen Canals, unverändert übrig bleiben, indess der Canal selbst in Umfang und Wandungen modificirt ist. In der Function erscheint es am häufigsten von excretorischer Natur, und darf als Niere bezeichnet werden, wenn es auch noch anderen Verrichtungen vorsteht.

Bei den Lamellibranchiaten ist es unter dem Namen des Bojanus'schen Organes bekannt und liegt als eine stets paarige, zuweilen in der Mittellinie zu einer Masse verschmolzene Drüse an der Rückseite des Körpers, der Kiemenbasis zunächst. Seine Substanz wird von einem gelblich oder bräunlich gefärbten schwammigen Gewebe gebildet, dessen Maschenräume häufig zusammenfliessen und meist einen grösseren centralen Hohlraum darstellen. Aus diesem führt jederseits eine Oeffnung in den Herzbeutel, eine andere stellt den Ausführgang vor. Dieser liegt entweder in der Nähe der Geschlechtsöffnung, oder ist mit der Geschlechtsöffnung gemeinsam, oder es öffnen sich die Geschlechtsorgane in das Bojanus'sche Organ, so dass die Geschlechtsproducte durch letzteres nach aussen entleert werden (Pecten, Lima, Spondylus). Vereinigte Ausführgänge besitzen Arca und Pinna. Getrennte Oeffnungen für Excretions- und Geschlechtsorgan zeigen Cardium, Chama, Mactra, Pectunculus, Anodonta, Unio u. a. Die faltig vorspringenden Wände oder das maschige Balkengewebe des Organes besitzen einen dichten Beleg von Secretionszellen, welche die erwähnten, bis jetzt freilich des charakteristischen Auswurfsstoffes der Harnsäure in vielen Fällen entbehrende Concremente abscheiden. Das sein Inneres durchströmende Blut ist jenes, welches aus dem Eingeweidesacke, theilweise auch aus dem Mantel zurückgekehrt ist, um sich in einen venösen Blutsinus an der Kiemenbasis zu sammeln.

In grösserer Mannichfaltigkeit erscheint das Excretionsorgan bei den Cephalophoren. Ein paariges, den Vorläufer der bleibenden Niere bildendes Excretionsorgan besitzen die Landpulmonaten. Am ausgebildeten Thiere ist das Organ fast stets unpaar, auf einer Seite vorhanden, doch bleibt es bei Dentalium paarig, und verbindet damit Einrichtungen, die an jene der Lamellibranchiaten erinnern. Die Rückbildung des einen Organs scheint mit Rückbildungen anderer paariger Organe, z. B. der Kiemen, in Verbindung zu stehen. Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, mündet es mit einer Oeffnung in den Pericardialsinus, mit einer andern nach aussen. Bei der Mehrzahl der Gasteropoden ist in dem Organe Harnsäure nachgewiesen worden. Das gilt besonders von den Pulmonaten, deren zwischen Herz und Lungenvenen gelagerte Niere durch die meist weissliche oder gelbliche Färbung sich leicht zu erkennen gibt. Sie besitzt einen blättrigen oder schwammigen Bau und die sie zusammensetzenden Lamellen oder Balken tragen einen Beleg von grossen Secretionszellen, in denen sich verschieden geformte feste Concretionen bemerkbar machen.

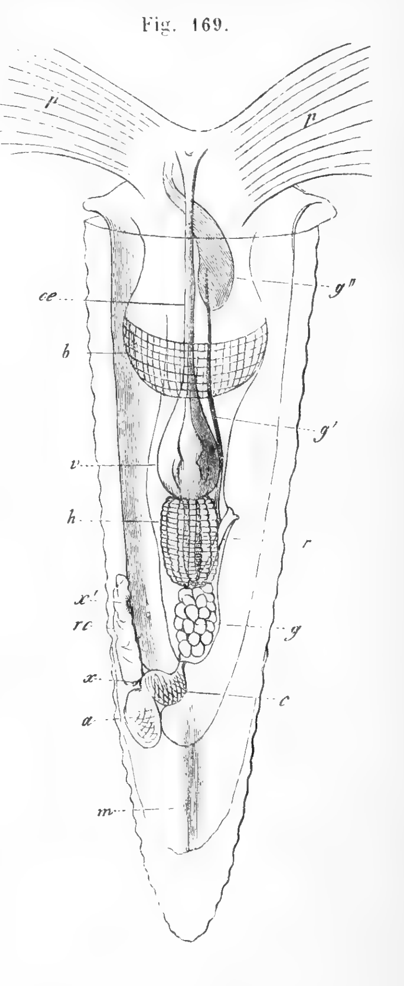
Bei den Prosobranchiaten liegt die Niere zwischen Kieme und Herz, eine ähnliche Lage besitzt sie bei einem Theile der Opisthobranchier. Ein Ausführgang läuft in der Regel nach vorne und begleitet den Enddarm, neben welchem er häufig nicht weit hinter der Analöffnung ausmündet.

Bei manchen Opisthobranchiaten (z. B. bei Polycera) scheint die excretorische Bedeutung zurückzutreten, oder es findet eine Abscheidung in flüssiger Form statt. Die Niere erscheint hier (auch bei Phyllirhoë, Actaeon etc.) in Gestalt eines länglichen glashellen Schlauches, der nahe am Rücken in der Mitte des Körpers gelegen, sich vom Herzen aus ziemlich weit nach hinten erstreckt, eine mit Wimpern besetzte Oeffnung in den Pericardialsinus und eine andere, contractile, auf der Oberfläche des Körpers besitzend. Ganz ähnliche Verhältnisse bieten auch nackte Pteropoden dar. Bei den schalentragenden Pteropoden, ebenso wie bei den Heteropoden, theilt die Niere, abgesehen von der Uebereinstimmung ihrer beiden vorerwähnten Mündungen, mit jenen der Prosobranchiaten die Eigenthümlichkeit eines spongiösen Baues. Unter den Heteropoden ist sie bei Carinaria mit einem deutlichen Belege von Secretionszellen versehen, der bei den anderen durch eine helle Zellenschichte vertreten wird. Das Balkengerüste der Niere erscheint starr, während es sowohl bei Atlanta als bei den Firolen contractil ist, und energische, Schluckbewegungen ähnliche Actionen vollführt. Auch unter den beschalten Pteropoden ist die Niere in dieser Richtung thätig, z. B. bei Chreseis (Fig. 169. *r*).

Da im Falle des Mangels concrementhaltiger Secretionszellen die drüsige Natur dieses Organs zweifelhaft ist, darf um so grösseres Gewicht auf seine Beziehungen zur Einfuhr von Wasser gelegt werden, die in diesen Fällen am bestimmtesten beobachtet ist. Die vom Organe

ausgeführten Bewegungen bestehen dann nicht nur in einem Oeffnen und Schliessen des äusseren Ostiums, sondern auch in einem Weitertreiben des aufgenommenen Wassers und Mischung desselben mit dem aus dem Körperkreislaufe zu den Athmungsorganen rückkehrenden Blute, in dessen Stromgebiete das Organ immer seine Lage hat. Wenn die Wasseraufnahme durch das Excretionsorgan nur bei den angeführten Cephalophoren direct beobachtet ward, so ist dadurch noch nicht ausgeschlossen, dass sie bei den übrigen im Wasser lebenden Kiemenschnecken nicht ebenfalls bestehe. Nur bei den Landpulmonaten dürfte das Verhältniss ein anderes sein, doch besitzt die Niere auch hier ganz ähnliche Beziehungen zum Blutcanalsystem, da eine Entleerung von Blutflüssigkeit durch die Ausmündung der Niere erweisbar ist.

Fig. 169.



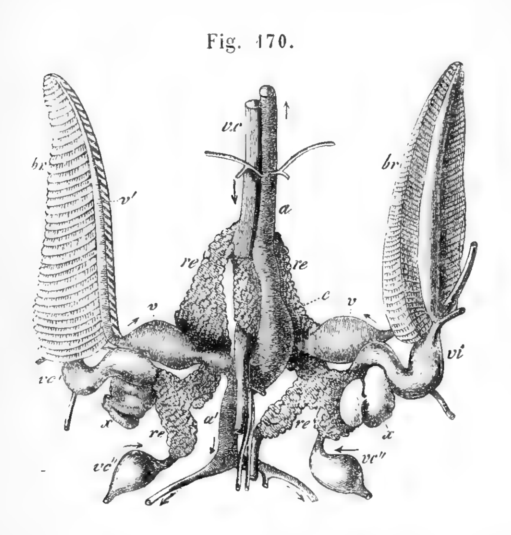
§ 261.

Die bedeutende Verschiedenheit des specielleren Verhaltens des Excretionsorganes der Cephalophoren lässt es nicht befremdend erscheinen, wenn dasselbe Organ bei den Cephalopoden wieder mit anderen Modificationen auftritt. Bei allen Cephalopoden bestehen in den Eingeweidesack eingeschlossene Säcke, welche in der Mantelhöhle ausmünden. Da die Ausführwege der Geschlechtsproducte durch die Verbindung ihres die Keimdrüsen umschliessenden Abschnittes mit der Leibeshöhle sich in Uebereinstimmung mit Excretionscanälen zeigen, wird die Entstehung dieser Ausführwege aus ursprünglichen Excretionsorganen wahrscheinlich, so dass dann den Cephalopoden eine grössere

Fig. 169. Organisation von Chreseis. *pp* Die Kopfflossen (nicht vollständig gezeichnet). *oe* Speiseröhre. *v* Magen, mit Andeutung der nach innen vorspringenden Kauleisten. *r* Enddarm, in die Mantelhöhle ausmündend. *h* Leber. *a* Vorhof. *c* Herzkammer. *re* Niere. *x* Deren Oeffnung in den Pericardialsinus. *x'* Oeffnung in die Mantelhöhle. *b* Schildförmiges Wimperorgan in der Mantelhöhle. *g* Zwitterdrüse. *g'* Gemeinschaftlicher Ausführgang. *g''* Ruthentasche. *m* Hinteres Ende des Rückziehmuskels des Körpers.

Anzahl dieser Organe zukommen musste, von denen nur ein Theil in der primitiven Bedeutung sich forterhielt. Von den letzteren finden sich vier bei Nautilus, zwei bei den Dibranchiaten, bei denen die Mündungsstelle zuweilen auf einem papillenförmigen Vorsprunge (Fig. 157. *r*) liegt. In diese Säcke ragen die grossen Kiemengefässstämme ein, wodurch die Wandungsverhältnisse sich unregelmässig gestalten. Die Wandungsflächen dieser Gefässe müssen aber, soweit sie in die Säcke einragen, als der Wand der letzteren zugehörig betrachtet werden. An den Kiemenarterien bietet die Wand jedes Säckes zahlreiche ins Lumen der letzteren vorspringende ramificirte Anhänge (vergl. Fig. 157. *R*, Fig. 170. *re*), welche durch blindgeendigte Ausbuchtungen des Gefässes, und einen darauf liegenden Drüsenbeleg gebildet sind. Bei Nautilus sind diese Anhänge der vier Kiemenvenen mit schlauchförmigen Drüsen bekleidet, die in den betreffenden Sack geöffnet sind. Wie die an anderen in den Pericardialsinus ragenden Blutgefässen vorkommenden Anhänge aufzufassen sind, ist noch räthselhaft. Da jener Sinus indess mit der Mantelhöhle communicirt, stellen sie vielleicht ebenfalls excretorische Organe vor. Die Dibranchiaten lassen die Venenanhänge von etwas anderen Baue erscheinen. Vorwiegend aus phosphorsaurem Kalk gebildete Concremente sind als die Producte dieses Apparates zu betrachten, der besonders bei den Sepien (Fig. 170) eine bedeutende Ausdehnung, auch auf kleinere Wurzeln der Kiemenvenen, besitzt. In dieser Einrichtung zeigt der Secretionsapparat Beziehungen zu dem zu den Kiemen tretenden venösen Blutstrom und erscheint damit in derselben Weise wie das Excretionsorgan der Lamellibranchiaten und Cephalophoren.

Fig. 170.



Weniger sicher ist eine innere Communication der die excretorischen Venenanhänge bergenden Säcke. Während einige Autoren

Fig. 170. Circulations- und Excretionsorgane von Sepia. *br* Kiemen. *c* Herz. *a* Vordere Körperarterie (Aorta). *a'* Hintere Körperarterie. *v* Erweiterungen der Kiemenvenen, Vorhöfe des Herzens darstellend. *v'* Kiemenvene, an der Kieme entlang verlaufend. *vc* Vordere grosse Hohlvene. *vc'* Die Kiemenarterien (Aeste der Hohlvenen). *vc''* Hintere Hohlvenen. *re* Schwammige Anhänge der Hohlvenenäste. *x* Ausstülpungen derselben. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstromes an. (Nach J. Hunter.)

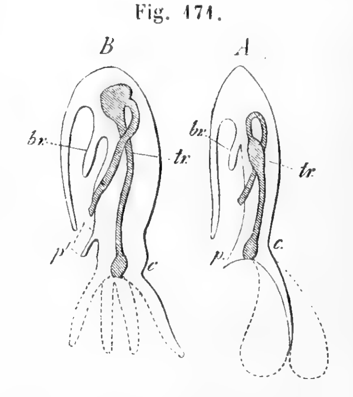
eine solche mit dem Blutgefässsystem, speciell mit dem Pericardialsinus statuiren; wird diess von andern in Abrede gestellt.

Darmcanal.

§. 262.

Die Mollusken haben mit den meisten Würmern und allen Arthropoden die vollständige Trennung der Wandung des Darmcanals von der Körperwand gemein, so dass eine, ernährende Flüssigkeit führende Leibeshöhle überall vorkommt, aber die Lagerungsverhältnisse des Darmrohrs in dieser Leibeshöhle bieten abweichende Verhältnisse dar. Der Darmcanal durchzieht nicht mehr allgemein den Körper in geradem Verlaufe, so dass das aborale Körperende zugleich das anale ist, sondern bildet meist Schlingen oder bei längerer Ausdehnung Windungen, wobei sein Ende vom aboralen Körperende entfernt liegt. Wenn wir annehmen, dass eine symmetrische Anordnung auch für den Darm das ursprüngliche Verhalten bietet, so dass also jene Lageveränderung der Analöffnung eine nach und nach erworbene ist, so muss dieses Verhalten in einer sehr weit zurückliegenden Periode sich getroffen haben, da es auch ontogenetisch nicht mehr besteht. Das Causalmoment dieser Lageveränderung muss in der allgemein verbreiteten Gehäusebildung gesucht werden. Die Entfaltung des dorsalen Mantels mit der Schale und die bei den Meisten asymmetrische Ausbildung beider macht jenen Einfluss ebenso verständlich, wie die Thatsache, dass bei symmetrischem Verhalten des Mantels und der Schale die Lagerung des Afters am wenigsten modificirt ist, wie auch immer das Darmrohr in seinem Verlaufe sich verhalten mag (Lamellibranchiaten). Beispiele, wo die Analöffnung des Körpers der Mundöffnung genähert erscheint, bieten die Cephalopoden und Pteropoden dar. (Vergl. Fig. 171. *A B tr.*)

Fig. 171.



Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte sowie mit diesen verbundene Anhangsorgane schliesst sich völlig an die besonders bei Würmern bestehenden Einrichtungen an.

Fig. 171. Schematische Darstellung des Verhaltens des Darmcanals *A* bei Pteropoden und *B* bei Cephalopoden. *c* Kopf mit den aus Modificationen des Fusses hervorgegangenen Flossen bei *A* und Armen bei *B*. *p* Trichter. *br* Kieme. *tr* Darmcanal.

Bei den Brachiopoden beginnt das Darmrohr mit der in der Mantelhöhle zwischen den beiden Armen gelagerten Mundöffnung, von wo es als ein meist kurzer Canal in den erweiterten meist als Magen bezeichneten Mitteldarm sich fortsetzt. In denselben (Fig. 172. *v'*) münden drüsige Organe ein. Der hieraus hervorgehende Enddarm verläuft bei den Ecardines in eine zur rechten Seite umbiegende Darmschlinge aus, welche mit dem in der Mantelhöhle gelegenen After endet. Dieses letzte Darmstück ist bei dem Testicardines rückgebildet, und endet mit einem gegen die ventrale Schalenklappe zu verlaufenden Blindsack, von dem zuweilen noch ein solider Strang, vielleicht als obliterirter Darmrest fortgesetzt ist.

Fig. 172.

Als eine besondere Eigenthümlichkeit ist die Befestigung des Darms zu erwähnen, indem eine zur Körperwand verlaufende Lamelle, das Gastro-parietalband, von dem Mitteldarm ausgeht, wodurch zugleich eine Art von Scheidewand in der Leibeshöhle gebildet wird. Ich möchte darin ein Dissepiment erkennen, welches auf die bereits oben berührte Metamerenbildung hinweist. Eine andere Verbindung betrifft den Enddarm, der jederseits durch eine andere Lamelle (Ileoparietalband) befestigt wird.

§ 263.

Der Darmcanal der Lamellibranchiaten bietet eine grössere Complicirung vorzüglich durch bedeutendere Längenentfaltung.

Der Mund liegt als eine Querspalte zwischen dem Fusse und dem vordern Schliessmuskel (Dimyarier) und wird von zwei paarigen nur selten fehlenden gelappten Fortsätzen umfasst, die vielleicht zur Zuleitung der Nahrung dienen, wohl auch als Tastorgane fungiren können. Für ersteres macht sie ihr Besatz mit Wimperhaaren besonders geeignet.

Die Mundöffnung führt in ein kurzes Darmstück, die Speiseröhre, die von dem nur als eine erweiterte Stelle erscheinenden Magen kaum unterschieden werden kann, so dass die Blattkiemer wie durch die rudimentäre Entwickelung eines Kopftheiles auch durch geringe Entfaltung des vordersten Abschnittes des Darmcanals charakterisirt werden.

Fig. 172. Schematischer Medianschnitt eines Brachiopoden. *d* Dorsale, *v* ventrale Mantellamelle. *mh* Mantelhöhle. *s* Stiel. *n* Oberes Schlundganglion. *v* Mundöffnung, *v* Magen.

In diesen als Magen bezeichneten Mitteldarm-Abschnitt münden die Ausführgänge der Leber. Bei vielen Blattkiemern ist der Magen an seinem Pylorustheile durch eine blindsackartige, oft beträchtliche und durch eine Klappe verschliessbare Ausstülpung ausgezeichnet. In den Blindsackbildungen, oder, wo solche fehlen, im Darmcanale selbst, wird bei Vielen ein eigenthümliches Gebilde getroffen, welches unter dem Namen Krystallstiel bekannt und als eine von dem Darmepithelium gebildete Absonderung zu betrachten ist. Der bei weitem den grössten Abschnitt des gesammten Tractus bildende Enddarm tritt nach einfacher oder mehrfacher Windung gegen den Rücken des Thieres und ist in der Regel von gleichem Durchmesser, doch auch zuweilen in engere und weitere Strecken gesondert. Er ist dicht von anderen Organen (Leber, Geschlechtsdrüsen) des Eingeweidesackes umlagert, verläuft mit seinem Endstück unter dem Schlossrande der Schale zum Hintertheile des Körpers und durchbohrt auf diesem Wege bei einer grossen Anzahl von Blattkiemern Herzbeutel und Herz, um dann hinter dem hinteren Schliessmuskel auf einer verschieden langen, frei in die Mantelhöhle ragenden Papille am aboralen Körperende sich zu öffnen (Fig. 164. *r*).

§ 264.

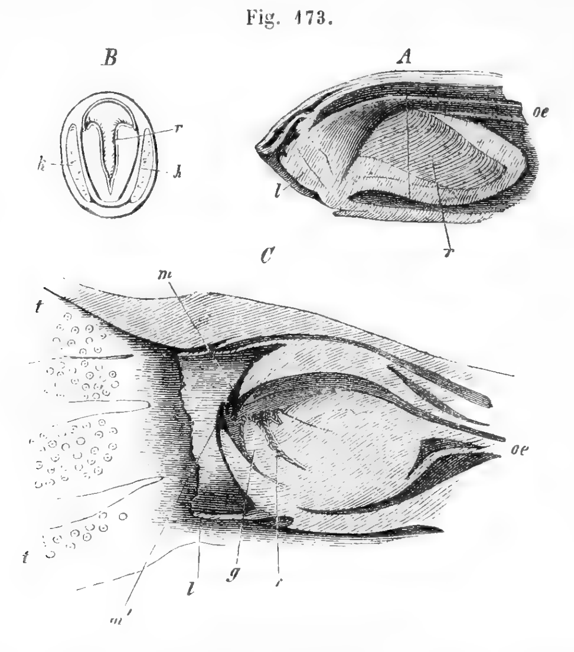
Bei den Cephalophoren wie Cephalopoden ist mit der Entwickelung des Kopfes zugleich der vorderste Theil des Darmcanals bedeutend differenzirt und wird als Schlundkopf bezeichnet. In ihm haben die zur Aufnahme und Verkleinerung der Nahrung dienenden Apparate ihre Lagerung und werden durch Muskeln in Bewegung gesetzt. Die in diesen Organen vorhandenen chemisch dem Chitin nahe verwandten Hartgebilde sind sämmtlich Abscheidungen von Zellen und damit den Cuticularbildungen anzureihen. Dieser Apparate lassen sich dreierlei in bald vereinigtem, bald getrenntem Vorkommen unterscheiden.

1) Senkrecht auf einander wirkende Kiefer werden bei den Cephalophoren meist durch ein bogenförmiges, zierlich ausgeschweiftes, häufig am Rande gezähneltes Stück vorgestellt. Dieser unpaare, besonders bei den pflanzenfressenden Landgasteropoden entwickelte Kiefer lagert der oberen Schlundwand an und kann beim Fressen mehr oder minder weit nach vorne bewegt werden. Ein unteres Stück fehlt. Dagegen treffen wir beide bei den Cephalopoden als zwei starke, einem Papageischnabel vergleichbare, mit scharfen Rändern versehene Stücke (Fig. 173. *C*), von denen das untere (*m'*) über das obere (*m*) hinweggreift. Beide Kiefer sind vorne an der Mundöffnung gelegen und werden nur an ihrer Wurzel von den weichen Lippenrändern bedeckt.

2) Horizontal gegen einander gerichtete, seitlich an der Schlundwand angebrachte Kieferbildungen, bald nur plattenartig gestaltet, bald mit scharfen Rändern ausgestattet oder auch in Spitzen ausgezogen

und somit den Kiefern der Ringelwürmer an die Seite zu stellen, haben ihre grösste Entwickelung bei den fleischfressenden Opistho-

Fig. 173.



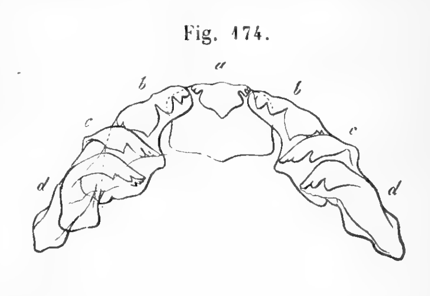
branchiaten und bei den Prosobranchiaten. Indem beide Kiefer oben einander sich nähern, können sie einen Uebergang zu der bei den Lungenschnecken bestehenden unpaaren Kieferform vorstellen.

3) Ein unpaares, von der unteren Wand des Schlundkopfes in die Schlundhöhle ragendes Organ trägt eine Reibplatte (Radula). Ein innerer Stützapparat wird von Knorpelstücken (Fig. 173. *B k*) gebildet, deren schon oben bei dem inneren Skelete gedacht worden ist. Auf seiner Oberfläche liegt eine derbe Platte (*A. r B. r*), auf der sich rückwärts gerichtete und in Querreihen angeordnete Zähnchen erheben. Die Anordnung der Zähnchen oder Häkchen (Fig. 174. *a b c d*), ihre Form und ihre Zahlenverhältnisse sind ausserordentlich mannichfaltig und wechseln nicht allein nach den grösseren Abtheilungen, sondern auch nach den Ordnungen, Familien, bis auf die Arten herab, doch so, dass die Verwandtschaftsverhältnisse auch in der Bildung dieser Theile ausgesprochen sind. In der Regel ist eine mediane Längsreihe

Fig. 173. *A* Schlundkopf eines Gasteropoden (**Pleurobranchus**); senkrechter Längsdurchschnitt. *B* Querschnitt des Schlundkopfes an der in *A* durch eine senkrechte Linie angedeuteten Stelle. *oe* Oesophagus. *l* Lippe. *r* Reibplatte. *k* Knorpel. *C* Schlundkopf eines Cephalopoden (**Loligo**), senkrechter Längsschnitt. *t* Arme. *m* Oberes, *m'* unteres Kieferstück. *l* Lippe. *g* Zunge. *r* Reibplatte. *oe* Oesophagus.

(*a*) vorhanden, an welche seitlich symmetrische Zähnchen (*bcd*) sich anschliessen. Das aus der Summe dieser Häkchen gebildete Organ fungirt vorzüglich beim Einziehen der Nahrungsstoffe. Es ragt bei Manchen (Turbo, Patella) von der sackartig ausgedehnten, durch Ausstülpung der Schlundwand gebildeten Scheide umschlossen weit in die Leibeshöhle und kann sogar die Länge des Körpers übertreffen. Bei den Pteropoden ist die Reibplatte wenig ausgebildet. Bei den Gasteropoden ist sie bald mehr in die Breite, bald mehr in die Länge gedehnt, und bei Heteropoden zeigt sie insofern eine höhere Bildungsstufe, als die äusseren der in Querreihen angeordneten Häkchen nicht allein von beträchtlicher Länge, sondern auch beweglich eingelenkt sind. Sie können so beim Hervorstrecken der Reibplatte sich aufrichten, um beim Zurückziehen, sich zangenartig zusammenschlagend, als Greiforgane zu wirken. Auch bei den Cephalopoden wird die Reibplatte (Fig. 173. *C r*) angetroffen.

Fig. 174.



§ 265.

Aus dem Schlundkopf erstreckt sich bei den Cephalophoren ein meist langer Munddarm nach hinten und bildet an seinem ersten Abschnitte eine Speiseröhre, und darauf einen weiteren Abschnitt, den Magen, von welchem der Mitteldarm häufig in Form einer einfachen Schlinge den Eingeweidesack durchsetzend, zu dem wenig scharf abgesetzten Endstücke verläuft. Die Afteröffnung findet sich bei den meisten Prosobranchiaten und Pulmonaten in der Mantelhöhle nahe an den Athmungsorganen, bei den Opisthobranchiaten entweder rechterseits vorne am Körper oder auf der Mitte des Rückens.

Als Modificationen bestehen Erweiterungen einzelner Abschnitte der Speiseröhre und führen zur Bildung eines besonderen als Kropf fungirenden Stückes. Dieser bildet entweder einen spindelförmigen Abschnitt, (sehr lang bei den Heteropoden) den auch viele Prosobranchiaten und Pulmonaten besitzen, oder er erscheint als eine einseitige Ausbuchtung, die sich zu einem blindsackartigen Anhang ausbilden kann (Lymnaeus, Planorbis, Buccinum).

Modificationen ergeben sich nicht minder an dem in einen meist erweiterten Abschnitt umgebildeten Mitteldarm, sowohl was seine Gestalt betrifft, als auch hinsichtlich seiner Differenzirung in einzelne Theile. Häufig sind es Abschnitte des Munddarms, die als »Magen«

Fig. 174. Eine Reihe Zähnchen von der Reibplatte von Littorina littorea. *a* Mittlere, *b c d* seitliche Zähnchen.

bezeichnet werden. Wenig ausgezeichnet erscheint derselbe bei den Pulmonaten. Bei andern kommt es zur Bildung eines Magenblindsackes, wobei dann Cardia und Pylorus einander sich nähern und dieses ist die häufigere Form.

Durch Theilung kann der Magen in mehrere Abschnitte zerfallen. So wird häufig Cardial- und Pylorusabschnitt durch eine in den Magen vorspringende Längsfalte geschieden (bei Littorina), quere Einschnürungen bilden hinter einander gelegene Magenabtheilungen. Diese Sonderung entspricht sehr deutlich einer Theilung der Leistung, wie aus der verschiedenartigen Beschaffenheit der Cuticularbildungen der einzelnen Abschnitte hervorgeht. So besitzt Aplysia einen Abschnitt mit pyramidal geformten Stücken von knorpelartiger Härte besetzt, einen anderen mit festen Hornhäkchen ausgestattet. Solche Hakenbildungen finden sich auch im einfachen Magen von Tritonia, ein breiter Gürtel scharfeckiger Platten in jenem von Scyllaea, sowie feste Reibplatten auch im Magen der mit rudimentären Mundtheilen versehenen Pteropoden vorhanden sind.

Von Eigenthümlichkeiten des übrigen Darmrohrs ist eine dem Enddarm häufig zukommende Erweiterung anzuführen. Bedeutendere Modificationen erleidet der ganze Darm bei den Aeolidiern, wo er in demselben Maasse Rückbildungen erfährt, als die Leber in seine Function übertritt und damit die bedeutende Verkürzung compensirt (siehe darüber unten).

Mit der Analöffnung mancher Gasteropoden sind Drüsen verbunden, die zuweilen ziemlich ansehnlich (Murex, Purpura) in ihrer Bedeutung aber noch nicht erkannt sind.

§ 266.

Bei den Cephalopoden geht aus dem Schlundkopf (Fig. 184. *ph*) eine enge Speiseröhre hervor, die nach ihrem Durchtritt durch den Kopfknorpel entweder gleichmässig zum Magen herabläuft (Loliginen), oder auf ihrem Wege noch mit einer oft ansehnlichen kropfartigen Erweiterung versehen ist (Nautilus, Octopoden). Der Magen ist (Fig. 175. *v*) oval oder rundlich, meist von beträchtlicher Weite und besonders bei Nautilus, aber auch bei Octopus, mit starken Muskelwänden versehen. Auf jeder der beiden Seiten findet sich eine radiär verlaufende Muskelschichte, in deren Mitte eine besonders bei Nautilus bemerkliche, sehnige Platte angebracht ist.

Der neben der Cardia gelegene Pylorus führt in den gleich an seinem Beginne mit einer blinddarmartigen Ausstülpung versehenen Mitteldarm, der anfänglich auf seiner Innenfläche gleichfalls noch Längsfaltung zeigt und sich meist in geradem Verlaufe (wenig gewunden ist er nur bei Nautilus und den Octopoden) nach vorne wendet (Fig. 175. *i*), um im Anfange des Trichters sich nach aussen zu öffnen. Um die After-

öffnung sind bei vielen Cephalopoden zwei bis drei Klappen oder doch klappenähnliche Vorsprünge, durch entwickelte Muskulatur ausgezeichnet, vorhanden.

Blindsackbildungen (Fig. 175. *c*) am Beginne des Mitteldarmes zeigen sowohl in ihrer äusseren Form, als auch in der Beschaffenheit der Innenfläche verschiedene Verhältnisse. Der Blinddarm ist entweder rundlich (Nautilus, Rossia, Loligopsis), oder in die Länge gedehnt und dann oft spiralig gewunden; so bei Sepia, Octopus. Bei grösserer Länge kommen mehrere Spiralwindungen zu Stande (Fig. 175. *e e*) (Loligo sagittata). Seine Innenfläche zeigt bald blätterartig angeordnete Vorsprünge (Nautilus), oder auch circuläre, der Spiralform folgende Faltenbildungen. Zwei der grössten Falten nehmen die Ausführgänge der Leber auf und sind gegen das Darmlumen zu beträchtlich ausgebildet, so dass sie einen klappenartigen Verschluss herstellen können. Bezüglich der Function dieses Blinddarmes ist wahrscheinlich, dass er eine secretorische Rolle spielt, wie er denn auch bei einigen, z. B. bei Loligo vulgaris, der Falten entbehrend in seinen Wandungen reichliche Drüsen birgt.

Fig. 175.



Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Vorderdarms.

§ 267.

Von den mit dem Darmcanal verbundenen Drüsenorganen finden sich Speicheldrüsen nur bei Cephalophoren und Cephalopoden verbreitet, so dass ein Zusammenhang dieser Gebilde mit der Ausbildung von Mundorganen erkannt werden kann. Sie sind bei den Cephalophoren stets an beiden Seiten des Vorderdarms gelagert und münden in den Pharynx aus. Nicht selten erscheinen sie als kurze Blindschläuche (Pteropoden), die sogar in der Masse des Schlundkopfs verborgen sein können (manche Opisthobranchiaten). In weiterer Entwickelung verlängert sich der Ausführgang, so dass der secernirende Abschnitt weiter nach hinten zu liegen kommt, und da bald dem Oesophagus, bald auch dem Magen angelagert ist. Die Drüsen bilden dann rundliche, längliche, meist abgeplattete Schläuche (Pulmonaten, Prosobranchiaten), die

Fig. 175. Verdauungsapparat von Loligo sagittata. *oe* Speiseröhre. *v* Der Magen, der Länge nach geöffnet. *x* Eine durch den Pylorus hindurchgeführte Sonde. *c* Anfang des Blinddarms. *e e* Spiraliger Theil desselben. *i* Enddarm. *a* Tintenbeutel. *b* Einmündung desselben in das Rectum. (Nach Home.)

sogar wieder in einzelne Abschnitte zerfallen können, oder auch als ramificirte Organe erscheinen, wie die dem Magen aufliegenden Drüsen von Pleurobranchus. Nicht selten finden sich auch doppelte Paare; von denen entweder die Ausführgänge immer getrennt erscheinen, oder jene des hinteren Paares sich mit einander vereinigen. Auch bei nur einem vorhandenen Paare ist oft die Verschmelzung in eine einzige Masse zu beobachten, wobei die Duplicität durch die Ausführgänge bestimmt wird. Eine functionelle Differenzirung bieten die Speicheldrüsen mancher Ctenobranchiaten (Dolium, Cassis, Cassidaria, Tritonium), bei denen ein Abschnitt in seinem Secrete freie Schwefelsäure erkennen liess. Aehnliches zeigen die vollständiger gesonderten Drüsen einiger Opisthobranchiaten (Pleurobranchus, Doris).

Doppelte Speicheldrüsen, ein vorderes und ein hinteres Paar, sind bei den Cephalopoden verbreitet. Die hinteren liegen seitlich vom Oesophagus, hinter dessen Durchtritt durch den Kopfknorpel. Sie sind entweder glatt oder gelappt und lassen ihre Ausführgänge in der Regel innerhalb des Kopfknorpels zu einem einzigen Gange sich vereinigen, der vor dem Zungenwulste in die Schlundhöhle einmündet (Fig. 184. *gls i*). Bei Octopus, Eledone und anderen sind ausser den hinteren noch zwei vordere als kurze, dicht hinter dem Pharynx liegende Drüsenmassen vorhanden, aus denen ein die Pharynxwand durchbohrender Ausführgang hervorgeht (Fig. 184. *gls s*), der sich vor der Ausmündung mit dem der andern Seite vereinigt. Bei Nautilus fehlen die hintern Drüsen vollständig, und die vordern werden durch eine noch innerhalb des Schlundkopfs gelegene paarige Drüsenmasse ersetzt.

Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 268.

Am Mitteldarm sind bei den Mollusken Anhangsgebilde in allgemeiner Verbreitung zu treffen; sie repräsentiren die »Leber«.

Diese erscheint bei den Brachiopoden in der Form verästelter Schläuche, die bei den Angellosen bald mit vielen Mündungen (Crania), bald in mehrere (4) Ausführgänge vereint (Lingula) in die oben als Magen bezeichnete Darmerweiterung oder auch hinter derselben einmünden, indess sie bei den Angelschaligen mächtiger entwickelt auf zwei seitliche Drüsengruppen vertheilt sind, welche den Magen umgeben und von jeder Seite meist mit mehreren Ausführgängen in ihn einmünden.

Als eine den Magen und einen grossen Theil des übrigen Darmes umgebende Drüse tritt die Leber der Lamellibranchiaten auf. Sie bildet zahlreiche in grössere Lappen vereinigte Acini die an verschiedenen Stellen, theils in den Magen, theils in den folgenden Darmabschnitt münden.

Eine nicht minder ansehnlich entwickelte Drüse stellt sie bei den Cephalophoren vor. Bei den beschalten Gasteropoden nimmt sie den grössten Theil des im Gehäuse geborgenen Eingeweidesackes ein, immer aus mehreren grössern Lappen zusammengesetzt und den Darm auf verschieden langen Strecken umlagernd. Die aus den Lappen hervortretenden Gallengänge münden bald getrennt, bald vereinigt in den Anfang des Mitteldarms, zuweilen auch in die Magenerweiterung.

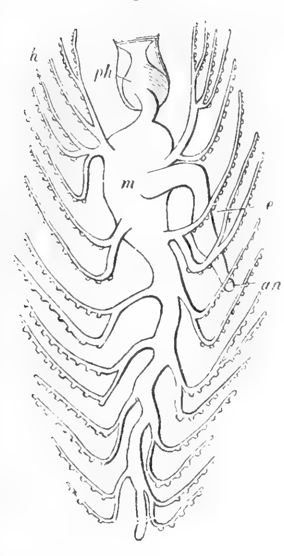
Die Zahl der gesonderten Leberpartieen ist wie ihre relative Grösse sehr verschieden. Doch lässt sich im Allgemeinen bei Vermehrung des Lebervolums eine mehr einheitliche Bildung erkennen, indessen die einzelnen getrennten Lappen um so kleiner sind, je zahlreicher sie vorkommen. Bei den Pteropoden ist die Leber in eine grosse Anzahl kleiner Blindschläuche aufgelöst. Solche sitzen bei Pneumodermon in verästelten Gruppen dicht beisammen und die weiten Mündungen ihrer Ausführgänge durchbohren fast siebförmig die Magenwand. Einfachere Acini besetzen einen Abschnitt des Darmes der übrigen Pteropoden und bilden eine dicht geschlossene Masse, durch welche der Darm hindurchtritt (Fig. 169. *h*).

Dieses Verhältniss der Vertheilung der Leber auf einen grösseren Abschnitt des Darmcanals führt bei einer Abtheilung der Opisthobranchiaten zu Veränderungen jenes Darmstückes. Indem die Ausführgänge der einzelnen Leberlappen sich erweitern, bilden sie Ausbuchtungen des Magens und es entsteht an der Innenfläche des letzteren bei einer grösseren Anzahl von Leberschläuchen ein reticuläres Aussehen (Doris, Doridopsis). Durch diese Umgestaltung der Ausführgänge der Leber zum Darmlumen erscheint der drüsige Theil der Leber wie ein Beleg jener unregelmässigen Ausbuchtungen.

Hieraus geht der oben (§ 265) berührte Zustand des Verdauungsapparates der Aeolidier u. a. hervor, und die Leber erscheint in Gestalt von weiten blind geendigten Anhängen, die von dem als Magen bezeichneten Mitteldarm (Fig. 176. *m*) entspringen. Die Verbindung ist entweder eine unmittelbare und die Anhänge münden direct in den Mitteldarm oder sie ist mittelbar, wenn nämlich noch weite Ausbuchtungen des Mitteldarms vorkommen (Fig. 176), die übrigens gleichfalls aus Umbildungen eines Abschnittes der Leber hervorgegangen sein können. Diese Anhänge durchsetzen die Leibeshöhle und dringen beim Bestehen von Rückencirren in diese mit blinden Endigungen ein. Je nach der Anzahl der Anhänge bilden jene Fortsätze mehr oder minder reiche Verästelungen, welche sogar unter einander anastomosiren können. Sowie die Zahl und die allgemeine Gestaltung der Darmanhänge wechselt, so sind auch ihre Dimensionen verschieden, so dass sie bald nur wie Ausstülpungen des Darmes sich darstellen und durch weite Oeffnungen mit letzterem in Communication, auch Speisemassen aufzunehmen im Stande sind, bald nur als enge Canäle erscheinen, die an der Nahrungsaufnahme sich nicht direct betheiligen. Zwischen

diesen Extremen finden sich Uebergangsformen vor. Für die Auffassung dieser Darmbildung erscheint ein nie fehlender drüsiger Beleg von grosser Wichtigkeit. Dadurch stellen sich die Verästelungen nicht blos als physiologische Aequivalente einer Leber heraus, sondern wir müssen sie auch als Modificationen der Leber selbst betrachten, die hier durch Erweiterung der Lumina ihrer Canäle sich an der Vergrösserung des Darmcanals betheiligt hat. Dasselbe Organ, welches bei den anderen Gasteropoden als Leber erscheint, tritt bei den Aeolidiern in den Darm mit über, und behält nur an seinen Wandungen oder doch an einem Theile derselben seine ursprüngliche Bedeutung bei. Auch in anderen Abtheilungen der Opisthobranchiaten erscheint die Leber in Form weiter Schläuche z. B. bei Phyllirhoë, Limapontia etc. Dass in allen diesen Bildungen kein Anfangszustand der ersten Differenzirung einer Leber, sondern eine Art Rückbildung gefunden werden darf, geht aus der Phylogenese der Aeolidier hervor, die von schalentragenden Gasteropodenformen sich ableiten.

Fig. 176.



Die Leber der Cephalopoden ist immer eine ansehnliche, meist compacte Drüse, die bei Nautilus aus vier locker verbundenen Lappen besteht. Jeder derselben entsendet einen Ausführgang. Bei den Dibranchiaten finden sich nur zwei Lappen vor, die entweder deutlich getrennt (Sepia), oder nur theilweise verbunden sind (Rossia). Eine engere Vereinigung beider Lappen besteht bei Sepiola und Argonauta, und bei den Loliginen und Octopoden stellen sie eine einzige vom Oesophagus durchsetzte Masse dar. In allen Fällen treten aus der Leber nur zwei Ausführgänge hervor, welche auf die beiden ursprünglichen Lappen hinweisen, und ebenso wie bei Nautilus, stets in das Ende des Blinddarmes ausmünden.

Sowohl an der Mündungsstelle in den Blinddarm, als auch innerhalb der Leber selbst tragen die Ausführgänge noch einen Besatz besonderer Drüsenläppchen, deren Bau von den Acinis der Leber verschieden ist. Man hat diese bald nur an der einen, bald an der andern der genannten Stellen vorkommenden Drüsen für eine **Bauchspeicheldrüse** erklärt, wobei man jedoch den Mangel jeglicher näheren Verwandtschaft mit dem gleichnamigen Organ der Wirbel-

Fig. 176. Darmcanal von *Aeolidia papillosa*. *ph* Schlundkopf. *m* Mitteldarm mit den Leberanhängen *h*, deren Endverzweigungen nicht mit dargestellt sind. *e* Enddarm. *an* After. (Nach Alder und Hancock.)

thiere beachten muss. Auch bei Gasteropoden (Aplysia, Doris) hat man in der Nähe der Leber noch besondere Drüsen beobachtet.

Anhangsorgane des Enddarmes.

§ 269.

Als hieher zu zählende Gebilde finden sich mancherlei erst bei den Cephalophoren vorkommende Drüsenorgane von unbekannter Bedeutung. Bei den Cephalopoden wird der unter den Dibranchiaten verbreitete Tintelbeutel hier angeschlossen werden können, der bei manchen mit dem Enddarm ausmündet (Loliginen) und desshalb vielleicht als ein vom Enddarme her entstandenes Gebilde sich herausstellt, wenn er auch bei anderen Cephalopoden seine Mündung neben oder hinter der Analöffnung trägt. Er stellt einen länglichen, mit contractilen, lamellös ins Innere vorspringenden Wänden versehenen Sack vor (Fig. 157. *t*), der die bekannte schwarze Flüssigkeit absondert und seinen Ausführgang zum Enddarme treten lässt.

Geschlechtsorgane.

§ 270.

Die Vermehrung findet bei den Mollusken niemals in einer jener ungeschlechtlichen Formen statt, die man bei den Arthropoden auf dem Boden geschlechtlicher Differenzirung entstanden sieht. Sie ist ausschliesslich an die Function von beiderlei Geschlechtsorganen geknüpft. Diese Organe bieten für die einzelnen Classen der Mollusken ziemlich selbständige Einrichtungen, so dass die Ableitung von einer Allen gemeinsamen Grundform nur dann möglich wird, wenn letztere auf einer sehr niederen Stufe der Differenzirung gesucht wird.

Bei einem Theile der Brachiopoden sind die Geschlechtsorgane hermaphroditisch angelegt, so dass die Trennung der Geschlechter zu den Ausnahmen zu gehören scheint (Thecidium). Die Organe bilden bei den ersteren vier Drüsenmassen, zwei bei Thecidium. Bei den Ecardines lagern sie in der Leibeshöhle, theilweise den Darm und die Muskeln umgebend, bei den Angelschaligen sind sie als wulstförmige Massen in die Räume beider Mantellappen vertheilt (Fig. 162. *g*), in beiden Fällen an die Verhältnisse der Geschlechtsproducte der Anneliden und Gephyreen erinnernd. Bei den getrennt-geschlechtlichen sind diese in dem einen Falle Ovarien, im andern Hoden. Auf welche Weise die ei- und samenbildenden Stellen bei den hermaphroditischen sich zu einander verhalten, ist unbekannt.

Bezüglich der Ausführwege kommen die oben bei den Excretionsorganen aufgeführten Bildungen (§ 259) in Betracht, so dass auch hier ein

ursprünglich fremder Apparat als Oviduct wie als Samenleiter fungirend die Geschlechtsorgane mit bilden hilft.

Die Vereinigung beider Geschlechter in einem Individuum findet sich bei den Lamellibranchiaten nur auf einzelne, von einander ziemlich entfernte Gattungen, oder auch einzelne Arten beschränkt, welche dadurch den Ueberrest eines vordem der ganzen Classe zukommenden Verhaltens repräsentiren. Bei den Austern besteht sogar noch ein Uebergang in die geschlechtliche Trennung darin, dass die bezüglichen Organe eines Individuums nicht gleichzeitig sondern alternirend bald nur als männliche, bald nur als weibliche thätig sind. Die Keimdrüsen sind paarig, auf beide Seiten vertheilt, münden auch getrennt von einander aus. Meist nehmen sie einen grossen Theil des Leibeshöhle ein, oft innig andern Organen verbunden.

In dem Verhalten von beiderlei Keimdrüsen unter den Zwittern geben sich stufenweise Verschiedenheiten zu erkennen, den Weg bezeichnend, auf welchem die Trennung der Geschlechter vor sich ging. Bei einigen (z. B. bei Ostrea) ist die Keimdrüse Zwitterorgan im vollsten Sinne des Wortes. Ei- und samenbildende Follikel sind mit einander vereinigt, und die Ausführgänge für beiderlei Producte gemeinsam. Auch bei Pecten (P. varius) besteht noch das letztere Verhalten, allein die Keimdrüse selbst ist in einen männlichen und einen weiblichen Abschnitt gesondert. Ersterer liegt vorne und oben, letzterer hinten und unten. Indem endlich bei andern (Pandora) die getrennten Keimdrüsen getrennt ausmündende Ausführgänge besitzen, ist die Differenzirung auf einer höheren Stufe angelangt.

Die Ausführgänge der Keimdrüsen sind wenig entwickelt und häufig sitzen die Drüsenläppchen noch nahe an der gemeinsamen Mündung. Somit fehlen auch alle accessorischen Organe. Die jederseitige Ausmündung findet auf verschiedene Weise statt. Bald vereinigt sich der Genitalcanal mit dem Excretionsorgane, erscheint damit als eine von letzterem ausgehende Differenzirung und die Geschlechtsproducte werden durch dieses nach aussen entleert (z. B. Pecten, Lima, Spondylus), bald vereinigt sich der Genitalcanal erst mit der Mündung jenes Organes (z. B. Arca, Mytilus, Pinna), bald endlich mündet der Genitalcanal für sich auf einer besonderen Papille (z. B. bei Ostrea, Unio, Anodonta, Mactra, Chama).

Aus den bei den Brachiopoden bestehenden Thatsachen im Zusammenhalte mit jenen, die bei den Lamellibranchiaten erkannt sind; ergibt sich, dass der excretorische Apparat auch bei den Mollusken für die Herstellung der Ausführwege der Geschlechtsproducte eine bedeutungsvolle Rolle spielt. Bei den Brachiopoden, deren Excretionsorgane noch im wesentlichen das für die Würmer typische Verhalten zeigen, ist die Verbindung mit den Geschlechtsorganen nur eine physiologische, indess sie bei den Lamellibranchiaten zu einer anatomischen sich ausgebildet hat. Der ins Excretionsorgan mündende Genitalcanal erscheint dabei

als eine zu den Keimstätten der Zeugungsstoffe ausgedehnte Differenzirung und die stufenweise erfolgende Trennung des Genitalcanals vom Excretionsorgane drückt eine weiterschreitende Sonderung aus, welche zu einer vollständigen Ablösung des Genitalcanals, und damit der Geschlechtsorgane vom Excretionsorgane führt. Dieses bei den höhern Mollusken allgemein vorliegende Verhalten, wird also von einer primitiven, functionellen Verbindung der Geschlechtsorgane mit den Excretionsorganen abzuleiten sein, welche Beziehung endlich nur in einer benachbarten Lagerung der äusseren Mündungen dieser Organe sich spurweise angedeutet zeigt.

Indem die Mollusken die Wege zeigen, auf denen die Differenzirung der Ausführgänge der Geschlechtorgane geschah, entfernen sie sich nicht so gar weit von den Würmern, von denen ein Theil noch ähnliche Beziehungen aufweist, indess eine andere mit grossen und anscheinend selbständigen Complicationen der Ausführapparate ausgestattete Gruppe (Plattwürmer) die Lösung jener Frage vorerst nur in grösserer Entfernung zeigt.

§ 271.

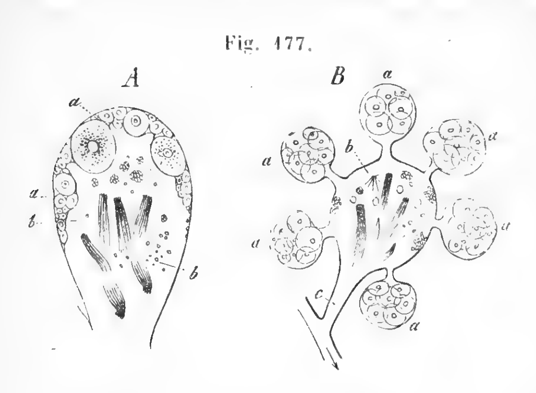
Die Geschlechtsorgane der Cephalophoren bieten eine in mehrfacher Weise fortgeschrittene Differenzirung dar. Besteht auch eine »Zwitterdrüse« in grosser Verbreitung, so ist doch der Apparat beträchtlich complicirt, und verbindet sich in der Regel sogar noch mit Begattungsorganen. Ferner erscheint der Geschlechtsapparat immer unpaar, in asymmetrischer Lagerung und Ausmündung, so dass im Vergleiche zu den Lamellibranchiaten eine einseitige Rückbildung angenommen werden muss. Nur bei Chiton erhält sich die Duplicität an den Ausführgängen, von welchen jederseits einer von der unpaaren Keimdrüse zu den seitlich und hinten gelagerten Genitalöffnungen führt.

Die Verhältnisse der Zwitterdrüse sind mannichfaltiger Art. In allen Fällen setzt sie sich aus zahlreichen Läppchen (Fig. 177. *A*) zusammen, welche an ihren äussersten blinden Enden Eikeime bilden (*a*), indess entfernter vom Ende Samenmassen entstehen (*b*). Diese Stellen sind jedoch nicht von einander getrennt, vielmehr ist der gemeinsame Hohlraum eines Läppchens die Bildungsstätte der verschiedenen Producte. Somit sind es von Epithelialbildungen ableitbare Zellen, welche an der einen Stelle zu Eiern sich gestalten, an der andern Samenfäden hervorgehen lassen. Diese doppelte Production scheint in der Regel keine gleichzeitige zu sein, so dass dasselbe Läppchen oder dieselbe Drüse in dem einen Falle Eier, in dem anderen Sperma hervorbringt.

Eine Differenzirung gibt sich an den Läppchen dadurch zu erkennen, dass die eibildenden Theile Ausstülpungen vorstellen (Fig. 177. *B. a*), welche dann an dem samenerzeugenden mittleren Theile

(b) rosettenförmig gruppirt sind und so immer wie secundäre Acini sich verhalten. Die Vereinigung der einzelnen Läppchen unter einander begründet verschiedene Formverhältnisse der Zwitterdrüse; so kann jedes Läppchen seinen eigenen Ausführgang besitzen und die gesammte Drüse erscheint als ein reich verästeltes Organ (Opisthobranchiaten); oder die Acini münden, reihenweise gestellt, an einer Seite eines Ausführganges, wie bei einigen Pteropoden (Cymbulia, Tiedemannia); oder sie gruppiren sich in traubenförmige oder lappige Drüsenmassen, die entweder in Mehrzahl auftreten (Phyllirhoë), oder eine einzige mehr oder minder compacte Drüse vorstellen (einige Pteropoden, wie Pneumodermon, Hyalea, dann die meisten Opisthobranchiaten und Pulmonaten).

Fig. 177.



Hinsichtlich der Ausführgänge bestehen bei den hermaphroditischen Cephalophoren folgende verschiedene Einrichtungen:

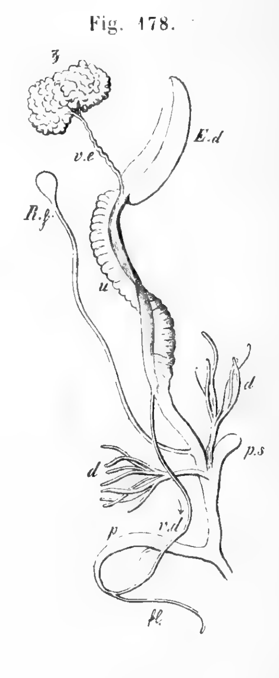
1) Es besteht ein gemeinschaftlicher Ausführgang für Samen und Eier, der somit Vas deferens und Eileiter vorstellt und von der Zwitterdrüse an bis zur Geschlechtsöffnung beiderlei Producte führt. Als Uterus erscheint nur eine blindsackartige Ausbuchtung, welche auch zur Aufnahme des Begattungsorganes dient. An der Geschlechtsöffnung tritt der Samen entweder direct auf das daneben liegende Begattungsorgan über, oder er wird bei entfernterem Ursprunge des letzteren durch eine wimpernde Rinne diesem zugeleitet. Alle Pteropoden, dann einige Opisthobranchiaten sind mit dieser Einrichtung versehen.

2) Der Ausführgang der Zwitterdrüse ist nur eine Strecke weit gemeinsam, dann erfolgt eine Theilung und jeder Canal nimmt seinen besonderen Weg zur Geschlechtsöffnung. Dabei kann er sich noch mit Nebenapparaten in Verbindung setzen, oder auch einfachere Differenzirungen durch Kalibermodificationen eingehen. Letzteres Verhalten bietet auch der gemeinsame Ausführgang vor seiner Trennung. Sehr häufig erscheint er bei Opisthobranchiaten auf einer grösseren Strecke erweitert, und kann damit für die ausführenden Zeugungsstoffe als Behälter dienen. Bei den Pulmonaten (Fig. 178) besteht am gemein-

Fig. 177. Zwitterdrüsenfollikel von Gasteropoden. *A* Von Helix hortensis. Die Eier *a*, *a* entstehen an der Wand des Follikels, nach innen zu die Samenmassen *b*. *B* Von Aeolidia. Die samenbereitende Abtheilung (*b*) eines Follikels ist ringsum mit Eiersäckchen (*a*) besetzt. *c* Gemeinschaftlicher Ausführgang.

samen Ausführgange eine Trennung in zwei Abschnitte. Während der obere (*ve*) aus der Zwitterdrüse (*z*) kommende einfach ist, erscheint der untere auf einer ansehnlichen Strecke der Länge nach in zwei Räume geschieden, davon der eine engere den weitern wie eine Halbrinne begleitend zur Ausbildung des Sperma dient, indess der weitere (*u*) dem weiblichen Apparate angehört. Er ist bei den Landpulmonaten mit Ausbuchtungen besetzt und empfängt an seinem oberen Ende eine eiweissabsondernde Drüse (*Ed*). Man bezeichnet ihn als Uterus, in dessen Ausbuchtungen die Eier ihre Umhüllung empfangen. Da der andere Canal gegen diesen Uterus zu nicht völlig abgeschlossen ist, besteht somit eine nur theilweise Trennung. Erst am Ende des Uterus setzt sich das Vas deferens als selbständiger Canal (*vd*) zur Ruthe (*p*) fort. Die letzte Strecke des Canals liefert bei manchen eine die Samenmassen zu einem Samenschlauche (Spermatophor) vereinigende Substanz. Aus dem Uterus geht endlich ein als »Scheide« bezeichnetes Endstück des weiblichen Canals hervor, der zur gemeinsamen Geschlechtsöffnung seinen Verlauf nimmt, und noch mehrfache Anhänge (Fig. 178. *ps. d*) tragen kann. Von den letzteren ist (bei den Helicinen) ausser einem Receptaculum seminis (Fig. 178. *Rs*) eine Gruppe von grösseren Drüsenschläuchen (*d*) zu erwähnen, die mit einem dickwandigen Schlauche (*ps*) in Verbindung stehen. Letzterer ist umstülpbar und enthält ein wie ein Abguss des Binnenraumes erscheinendes spitzes Concrement (Liebespfeil).

Fig. 178.



Bei andern Zwitterschnecken findet die Trennung von beiderlei Wegen in der Regel schon früher statt, und der gemeinsame Canal ist nur unbedeutenden Modificationen unterworfen. Sehr mannichfaltige Modificationen bieten die getrennt verlaufenden Canäle, von denen bei den meisten Opisthobranchiaten das Vas deferens eine ansehnliche Länge besitzt und demgemäss in zahlreiche Windungen gelegt ist. Ehe es zum Begattungsorgan tritt, verbindet es sich häufig mit einer zuweilen weiter oben angebrachten Drüse. Eine geringere Länge besitzt der Oviduct, dem nur selten beträchtliche Erweiterungen zukommen. Dagegen treten am Ende des weiblichen Ausführapparates mehrfache

Fig. 178. Geschlechtsapparat von Helix hortensis. *z* Zwitterdrüse. *ve* Gemeinschaftlicher Ausführgang. *u* Uterus. *Ed* Eiweissdrüse. *d*, *d* Getheilte Anhangsdrüsen. *pc* Pfeilsack. *Rs* Receptaculum seminis. *vd* Ausführgang des Samens. *p* Ruthe. *fl* Peitschenförmiger Anhang derselben.

Differenzirungen als accessorische Gebilde auf. Die Mündung von beiderlei Ausführwegen liegt entweder in einem gemeinsamen, immer seitlich am Körper, meist rechterseits nahe am Vordertheile befindlichen Raum (Geschlechtscloake), oder beide Oeffnungen münden in eine wenig tiefe Buchtung oder auch getrennt von einander unmittelbar auf die Oberfläche des Körpers.

Die mit den Ausführgängen verbundenen Organe sind entweder blosse Ausbuchtungen, oder blindsackartige Bildungen der Wandung, wie wir schon vorhin den Uterus anführten; sie haben die Function die Zeugungsstoffe in sich anzusammeln oder aufzubewahren. Andere Anhangsgebilde sind drüsiger Natur und liefern ein bei den Geschlechtsverrichtungen zu verwendendes Secret. Diese Organe stehen auf verschiedenen Differenzirungsstufen, und da, wo in einem Falle nur ein drüsiger Beleg der Wandung erscheint, treffen wir in andern Fällen ein discretes Drüsenorgan.

§ 272.

Die Anhangsgebilde des Genitalapparates können nach ihrer Zugehörigkeit in weibliche und männliche unterschieden werden. Von den weiblichen nimmt das Receptaculum seminis eine hervorragende Stelle ein. Es bildet eine rundliche oder birnförmige, mit hohlem Stiele der Scheide inserirte Blase, welche bei der Befruchtung den Samen aufnimmt (Fig. 178. *R s*). Dieses bei den hermaphroditischen Schnecken sehr verbreitete Organ modificirt sich durch die Erweiterung seines Stieles zu einer nicht blos das Sperma, sondern auch die Begattungsorgane während der Copula aufnehmenden Tasche, wie dies bei Pteropoden (Hyaleen) der Fall ist. Zuweilen sind zwei solcher Anhänge vorhanden (Pleurobranchus), die dann auch entfernter von der Scheide am engern Oviducte vorkommen können (Doris). Bei den Pteropoden und den Opisthobranchiaten besitzt die Scheide eine weite mit faltigen Drüsenwandungen versehene Ausbuchtung, die als Uterus fungirt. Wie die Eiweissdrüse der Pulmonaten, so mündet auch hier ein besonderes drüsiges Organ in ihn ein, das in der Verrichtung der Eiweissdrüse wohl gleich kommt. Wo letztere fehlt, scheint die Uteruswand sie functionell zu vertreten. Endlich bestehen noch mancherlei andere, meist nur auf engere Gruppen beschränkte Gebilde, die in ihrer Bedeutung grösstentheils unerkannt sind. —

Aehnliche Organe wie am weiblichen Theil des Geschlechtsapparates kommen auch dem männlichen zu, und erscheinen in der einfachsten Form als erweiterte Stellen oder Blindsackbildungen zur Aufnahme des Sperma. Die bereits oben erwähnte Verlängerung des Vas deferens wird functionell als eine zur Ansammlung einer grösseren Samenmenge dienende Einrichtung hieher zu rechnen sein. Sowohl bei Gasteropoden als Pteropoden sind dergleichen Zustände verbreitet.

Ferner gehören hieher die dem Vas deferens angelagerten Drüsenorgane, die man als Prostatadrüsen zu bezeichnen pflegt.

Der männliche Apparat steht endlich mit einem Begattungsorgane in Verbindung, welches entweder das modificirte und ausstülpbare Ende des Samenleiters ist, und im Ruhezustande in die Leibeshöhle ragt, oder es ist ein besonderes des directen Zusammenhanges mit dem Vas deferens entbehrendes und dann in einer Tasche geborgenes Gebilde, das vom Hautmuskelschlauche sich sonderte. Die Oeffnung, aus welcher sich die Ruthe hervorstülpt, liegt zumeist in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, wie bei den Hyaleen unter den Pteropoden, deren Penis als ein beträchtlich grosses, aus der Ruthentasche hervorstülpbares Organ neben der Scheidenöffnung zu finden ist. Bei Pneumodermon wird es durch eine conische Papille vorgestellt, die noch innerhalb der Geschlechtsöffnung liegt. Durch die gemeinsame Ausmündung von beiderlei Geschlechtsorganen wird eine Geschlechtscloake gebildet. Eine solche ist bei vielen Pulmonaten und Opisthobranchiaten meist rechterseits, nicht selten dicht hinter dem Fühler angebracht. Weit von der gemeinsamen Genitalöffnung entfernt mündet der Penis bei einem Theile der Opisthobranchiaten (Aplysia, Bulla, Bullaea u. s. w.), und hier leitet eine wimpernde Rinne den aus der Geschlechtsöffnung hervortretenden Samen zum Begattungsorgane. Die Form des letzteren ist nach dessen Beziehungen zu dem Vas deferens eine verschiedene. Bald stellt die Ruthe einen einfachen Cylinder vor, oder erscheint gekrümmt, am freien Ende mit einem Kopfe versehen, oder auch spiralig gewunden. Im Innern ist sie entweder vom Vas deferens durchsetzt, oder ihre Höhle steht mit dem Leibescavum in offener Verbindung, in welchem Falle dann die Hervorstülpung und die mit dieser stattfindende Erection zum Theile durch die Blutflüssigkeit, zum Theile durch Muskelthätigkeit zu Stande kommt.

§ 273.

Bei vielen Zwitterschnecken ist ein Alterniren der Function der Keimdrüse nachweisbar, so dass sie bald als männliches, bald als weibliches Organ sich darstellt. Darin lässt sich die Andeutung einer Trennung der Geschlechter wahrnehmen, welche bei den meisten Ctenobranchiaten und den diesen nahestehenden Heteropoden vollzogen ist.

Die Geschlechtsorgane der männlichen und weiblichen Individuen zeigen bei diesen eine grosse Uebereinstimmung in dem allgemeinen Verhalten, so dass oft nur das Vorkommen von Begattungsorganen bei den Männchen gröbere Unterschiede bildet. Männliche wie weibliche Keimdrüsen liegen, wie auch die Zwitterdrüse vieler hermaphroditischer Schnecken, zwischen der Leber versteckt, oder doch in der Nähe derselben.

An den weiblichen Organen entspringt aus dem Eierstocke ein in der Regel gewundener Eileiter, der sich gegen den Enddarm wendet, um dort unter buchtiger Erweiterung einen Uterus darzustellen. Von diesem geht dann eine kurze Scheide zu der in der Nähe des Afters befindlichen Geschlechtsöffnung. — Accessorische Organe sind bei den getrenntgeschlechtlichen Cephalophoren nur wenig verbreitet. Unter den Ctenobranchiaten sind sie nur bei einigen (Paludina) genauer bekannt und bestehen aus einer langgestreckten Samentasche, die in das Ende des sackartigen Uterus einmündet, mit welchem der Ausführgang einer Eiweissdrüse verbunden ist. Bei den Heteropoden ist nur die Samentasche vorhanden, entweder dem Ende des Uterus angefügt (Atlanta), oder vor dem Uterus mit der Scheide vereinigt (Pterotrachea).

Bei den männlichen Organen verläuft der Ausführgang (Vas deferens) entweder einfach zum Penis, oder er ist mit einer Anschwellung versehen, und fungirt als Samenblase. Diese einfachen für die meisten getrenntgeschlechtlichen Kammkiemer geltenden Verhältnisse treffen sich auch bei den Heteropoden. Das Ende des Vas deferens mündet entweder auf der Oberfläche des Körpers rechterseits nach aussen und ist dann durch einen auf der Oberfläche des Körpers eine Strecke weit verlaufenden flimmernden Halbcanal mit dem Begattungsorgane verbunden, oder es setzt sich direct auf das Begattungsorgan fort, bald die Länge desselben als geschlossener Canal durchsetzend (Buccinum), bald an der Basis des Begattungsorganes sich öffnend, von wo aus dann eine Halbrinne sich über letzteres hinzieht (Dolium, Harpa, Strombus).

Das Begattungsorgan stellt häufig ein einziehbares Gebilde vor, gleich dem Penis der Zwitterschnecken. In der Regel besteht es aus einem Fortsatze des Hautmuskelschlauches und bildet einen massiven, breiten, häufig an der Spitze gekrümmten Körper, welcher rechterseits am Leibe, oder auch am Kopfe an der Basis des rechten Fühlers doch auch zuweilen (Heteropoden) in grösserer Nähe der Afteröffnung angetroffen wird.

§. 274.

Die bei den Cephalophoren noch nicht allgemeine geschlechtliche Trennung ist bei allen **Cephalopoden** durchgeführt. Männliche und weibliche Organe zeigen in der allgemeinen Anordnung mehrfache Uebereinstimmung, und unter diesen ist das Wesentlichste, dass die Keimdrüsen nicht unmittelbar in ihre Ausführgänge sich fortsetzen, ein Umstand, der desshalb von Wichtigkeit ist, weil aus ihm wieder die Verwendung eines den Genitalorganen ursprünglich fremden Apparates hervorgeht (vergl. oben § 270). Wenn die Umgebungen der Keimdrüsen mit blutführenden Räumen in Verbindung stehend erkannt sind, so darf daraus ein neuer Grund für die Entstehung des Ausführwegs aus ursprünglich excretorischen Canälen geschöpft werden. Bei den Tetrabranchiaten sind sogar die Ausführ-

gänge noch nicht vollkommen continuirlich. Eileiter wie Samenleiter führen in einen weiteren Raum, aus welchem von neuem eine Fortsetzung jener Wege beginnt.

Von den weiblichen Organen wird der Eierstock durch eine gelappte Drüse gebildet, die von einem besonderen Sacke umhüllt und nur an einer Stelle mit demselben verbunden ist. Der Ausführgang (Eileiter) ist in der Regel nur einfach vorhanden. Nur bei den Octopoden und bei Loligo sagittata findet er sich doppelt (Fig. 184. *od od*), weist somit auf eine ursprüngliche Duplicität hin, die bei den übrigen — selbst bei Nautilus — durch Verkümmerung des einen Oviductes verloren ging. Der Eileiter entspringt aus der Ovarialumhüllung, die Eier gelangen also erst aus letzterer in den Ausführgang. Die Ausmündung des Eileiters findet sich in der Regel im Anfange des Trichters; nur bei denen, deren Männchen mit einem Begattungsarme versehen sind, liegt sie weit hinten in der Kiemenhöhle. Der Oviduct besitzt an einer Stelle (Octopoden) einen wulstartig gestalteten, ringförmigen Drüsenbeleg aus radial zur Axe des Eileiters gestellten Schläuchen. Dieselben Drüsen sind bei Nautilus in grösserer Ausdehnung vorhanden, bis nahe an die Mündung verbreitet. Wo sie fehlen, werden sie durch ähnliche dicht an der Mündung gelagerte Secretionsapparate ersetzt.

Als accessorische Organe des weiblichen Apparates erscheint ein Paar »Nidamentaldrüsen« benannter Drüsen, die aus länglichen lamellös gebauten Schläuchen bestehen, welche auf der Vorderseite des Thieres gelagert, ihre kurzen Ausführgänge zur Seite der Geschlechtsöffnung münden lassen. Ihr Secret scheint zum Zusammenkitten der Eier zu dienen, welche bei den meisten Cephalopoden in traubenförmige Gruppen vereinigt werden. Vor den Nidamentaldrüsen trifft man noch ein Paar kleinere, aus dicht gewundenen Schläuchen bestehende Drüsenorgane, die mit den vorigen wohl eine ähnliche Function besitzen.

Eine ähnliche Peritonealkapsel (Fig. 179. *c*), wie sie um das Ovarium sich findet, umschliesst auch den Hoden (*t'*), der aus mehrfach verästelten zu einem Büschel vereinigten Blindschläuchen sich zusammensetzt. Diese sind gleichfalls an die Kapselwand befestigt, so dass auch hier die Keimstoffe erst in die Kapsel gelangen, um in das aus letzterer sich fortsetzende

Fig. 179.

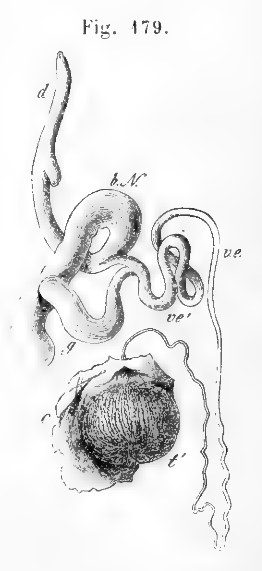


Fig. 179. Männliche Geschlechtsorgane von **Octopus**. *t'* Hoden. *c* geöffnete Hodenkapsel. *ve* Ausführgang. *ve'* Erweiterung als Samenblase dienend. *g* Anhangsdrüse. *b N* Needham'sche Tasche.

Vas deferens überzugehen. Das Vas deferens ist ein vielfach gewundener, anfänglich enger, dann weiter werdender Canal (*ve*), der damit eine Samenblase vorstellt. In die Wandungen seines erweiterten Abschnittes sind Drüsen eingebettet und in manchen Fällen wird ein Theil der Wand zu einem grösseren Drüsenorgane umgestaltet, so dass diesem Abschnitte noch eine andere Function wird. Bei verschiedenen Octopoden finden sich noch ein oder zwei discrete Drüsenanhänge (*g*). Alle diese drüsigen Differenzirungen der Wandung des Vas deferens, liefern ein dem Sperma sich beimischendes, zur Herstellung der eigenthümlichen Samenschläuche verwendetes Secret. Aus dem Ende des drüsigen Abschnittes oder nach Verbindung mit den erwähnten Drüsen nimmt der Samenleiter noch ein ansehnlicheres Anhangsgebilde auf (Fig. 179. *bN.*), welches entweder deutlich von ihm abgesetzt ist (Octopus), oder als eine Erweiterung und einseitige Ausbuchtung des Samenleiters erscheint (Sepia, Loligo) und dadurch wieder als Modification eines Abschnittes des Vas deferens sich darstellt. Diese »Needham'sche Tasche« dient als Behälter für die im drüsigen Theil des Samenleiters gebildeten Samenschläuche: Spermatophoren. Der übrige Theil des Ausführganges setzt sich in meist gleichmässiger Weise entweder in einen papillenförmigen, linkerseits in der Mantelhöhle gelagerten Vorsprung fort (Fig. 157. *g*), oder mündet an der Basis einer solchen Papille nach aussen. In welcher Weise bei vielen Cephalopoden einzelne Arme in functionelle Verbindung mit dem Geschlechtsapparate treten, ist oben (§ 238) erwähnt.

Die bei den Cephalophoren, wie bei andern Abtheilungen meist vereinzelt vorkommende Erscheinung der Spermatophorenbildung, ist bei der ganzen Classe der Cephalopoden die Regel geworden und erreicht hier ihren vollkommensten Grad. Im Allgemeinen stellt ein solcher Samenschlauch ein langes cylindrisches Gebilde vor, an welchem mehrere Hüllen zu unterscheiden sind. Der Inhalt wird nur zum Theile aus Samenmasse gebildet, denn in jedem Spermatophor findet sich noch eine eigenthümliche, den hinteren Abschnitt einnehmende Substanz, die wir als explodirende Masse bezeichnen können. Das Sperma wird schlauchförmig von einer besonderen Hülle umgeben und findet sich im vorderen Abschnitte des Spermatophors. Dahinter liegt das vordere, stempelförmige Ende eines langen, spiralig aufgewundenen Bandes, welches einen grossen Abschnitt des Spermatophors durchzieht und am hinteren Ende in die äusseren Hüllen übergeht. Die Substanz dieses Spiralbandes wird aus der vorhin erwähnten explodirenden Masse dargestellt. Mit Wasser in Berührung gekommen, beginnt nämlich das Spiralband sogleich sich zu strecken und treibt den samenumschliessenden Abschnitt zum Vorderende des Spermatophors hervor.

Leibeshöhle.

§ 275.

Das Auftreten einer Leibeshöhle gehört zu den frühesten Sonderungsvorgängen des Molluskenkörpers, so dass das zuerst auftretende Organ, der Darmcanal, zum grössten Theile in jenen Raum eingebettet erscheint. Werden schon durch die Windungen des Darmcanals und die von seiner Wandung sich differenzirenden Anhangsorgane Complicirungen der Leibeshöhle hervorgerufen, so steigern sich diese mit dem Auftreten anderer Organe, vorzüglich des Geschlechtsapparates, so dass die Höhlung später in zahlreiche, weitere und engere Abschnitte zerlegt erscheint. In der Regel erstreckt sich die Leibeshöhle auch in die Fortsatzbildungen des Körpers, so in die Mantellamellen der Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Cephalophoren, wie in die Arme der ersteren. Auch untergeordnetere Körperanhänge bieten meist einen Zusammenhang mit der Leibeshöhle dar.

Allgemein erscheint ein offener Zusammenhang des Gefässystemes mit der Leibeshöhle, die somit einen Abschnitt der Blutbahn vorstellt. Dieses Verhalten tritt in verschiedenen Abstufungen auf, und je nach der Ausbildung des Gefässsystemes sind es weitere oder engere Räume, welche von der Leibeshöhle vorgestellt werden. Wenn bei dem Zusammenhange der weiteren Räume der Leibeshöhle mit dem Gefässsysteme jene Strecken der Blutbahn als Lacunen erscheinen, so gehen sie bei fortgesetzter Theilung, sei es durch eingelagerte Organe, oder durch die Wandungen verbindende Gewebszüge in enge oft gefässartige Canäle über, welche vielmals eine regelmässige Anordnung aufweisen. Bei Lamellibranchiaten und Cephalophoren finden sich hiefür vielfach abgestufte Beispiele, indess bei den Cephalopoden das sehr vervollkommnete Blutgefässsystem rein lacunäre Räume grösstentheils auf den Eingeweidesack beschränkt bestehen lässt. Durch die Excretionsorgane (§ 259) communicirt die Leibeshöhle wie bei vielen Würmern mit dem umgebenden Medium, woraus eine Aufnahme von Wasser und Zumischung desselben zum Blute entspringt. Solches ist sowohl bei Lamellibranchiaten (Mactra, Cardium, Solen), wie bei Cephalophoren mit Sicherheit nachgewiesen. Ausser den durch die Excretionsorgane vermittelten Verbindungen nach aussen, bestehen noch besondere directe Communicationen durch Oeffnungen am Fusse bei Muschelthieren und Cephalophoren, wodurch der Auslass von Leibeshöhlenflüssigkeit besorgt wird. Dadurch empfängt die letztere eine besondere Bedeutung für die Locomotion, indem das Thier durch Wassereinlass seinen Körper zu schwellen im Stande ist. Zurückgezogene Theile vermögen dadurch hervorgestreckt, schlaffe in den Zustand der Erection gesetzt zu werden, und die gesammte Muskulatur der Leibeswand, vor-

züglich jene des Fusses vermag in grössere Wirksamkeit zu treten. Die Hervorstreckbarkeit gewisser in die Schale zurückgezogener Theile, besonders des Fusses, beruht auf diesen Beziehungen, die für Lamellibranchiaten und Cephalophoren genauer gekannt sind, indess die Einfuhr von Wasser in die Blutbahnen bei Brachiopoden nur aus dem Verhalten der Excretionsorgane vermuthet werden darf und bei den Cephalopoden gleichfalls noch nicht völlig sicher ist.

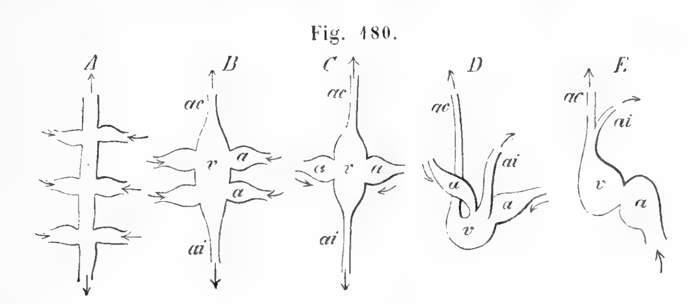
Gefässsystem.

§ 276.

Das Gefässsystem der Mollusken bietet für die drei höheren Abtheilungen in allen wesentlichen Puncten eine übereinstimmende Anordnung dar, und nur bei den Brachiopoden kommen eigenthümliche Einrichtungen vor, die mit dem Gefässsysteme der anderen wenig harmoniren. Als Herz wird ein sackartiges über dem Magen liegendes Organ angesehen, welches einen von vorne über der Speiseröhre verlaufenden Gefässstamm empfängt und seitliche Stämme absendet. Der erstere wird als zuführendes Gefäss (Vene) betrachtet. Es scheint das Blut aus Lücken zu sammeln, welche um den Darmcanal sich vorfinden. Die beiden vom Herzen hervorgehenden seitlichen Gefässe sind bei den Testicardines (Waldheimia) eine kurze Strecke weit vereinigt. Bei den angellosen (Lingula) treten sie erst später aus einem medianen, auf dem Darme nach hinten verlaufenden Längsstamme hervor. Beide Arterienstämme, die man als Aorten bezeichnet hat, theilen sich bald in zwei Aeste, davon einer nach vorne, der andere nach hinten seinen Weg nimmt. Der vordere stellt die dorsale Mantelarterie vor, die in einen medianen und einen lateralen Zweig gespalten, den Mantel und in ihm liegende Organe versorgt. Vom lateralen Zweige gehen kleinere in den Mantellacunen zum Rande verlaufende und nach mehrfachen Theilungen dort mündende Arterien ab. Der hintere Ast der Aorta spaltet sich gleichfalls in zwei Arterien. Die eine verläuft medianwärts und bildet, mit der gleichen Arterie der anderen Seite sich vereinigend, einen zum Stiel gelangenden Arterienstamm. Die andere Arterie wendet sich bald nach vorne, um wieder in zwei Zweige getheilt im ventralen Mantellappen auf ähnliche Weise wie die dorsale Mantelarterie sich zu verästeln. An den beiden Mantelarterienpaaren findet sich je ein beutelförmiger Anhang, der als accessorisches Herz angesehen wird. Aus den Enden der Arterien scheint das Blut in weitere, sowohl im Mantel als zwischen den Eingeweiden, und um die Muskeln befindliche, an ersterer Stelle ganz regelmässig verzweigte Lacunen zu gelangen, welche mit einem complicirten, die Arme durchziehenden, in einen zuführenden und rückführenden Abschnitt getheilten Canalsystem zusammenhängen.

Das gemeinsame Verhalten des Gefässsystems der Lamellibranchiaten, Cephalophoren und Cephalopoden besteht erstlich in dem Vorkommen eines dorsalen Längsstammes, an dem ein Abschnitt zu einem Centralorgan (Herzkammer) ausgebildet ist. Zweitens stehen mit dem Längsstamme Quergefässe in Verbindung, welche bei dem Vorkommen lateraler Kiemen von diesen das Blut zum Herzen führen und gleichfalls zu Organen der Blutbewegung differenzirt sind, indem sie zur Herzkammer sich als Vorhöfe verhalten. In dieser dorsalen Entfaltung der Haupttheile des Circulationssystems ist eine Uebereinstimmung mit dem Gefässapparate der Würmer zu sehen (Vergl. S. 198).

Fig. 180.



Die symmetrische Anordnung der Vorkammern bei den einander sonst sehr ferne stehenden Abtheilungen der Lamellibranchiaten und Cephalopoden zeigt, dass darin eine tiefer begründete Eigenthümlichkeit gesucht werden muss, und durch das Bestehen von zwei Paaren hinter einander in die Kammer mündender Vorkammern (bei den tetrabranchiaten Cephalopoden) gibt sich sogar eine Metamerenbildung des Gefässapparates zu erkennen, wie sie bei den gegliederten Würmern durch die mehrfachen Querstämme ausgedrückt wird. Diese Gefässe besitzen hier sogar noch soviel ihrer ursprünglichen Natur, dass man sie nicht als Vorhöfe des Herzens, sondern als Kiemenvenen bezeichnet hat.

Aus der Homologie der zwei Vorhofpaare mit zwei Querstämmen eines Dorsalgefässes (Fig. 180. *A* und *B*) ergibt sich ein primitiver Zustand, der, die Nautiliden charakterisirend, auch mit den palaeontologischen Beziehungen derselben zu den übrigen lebenden Cephalopoden vollkommen im Einklang steht. Das Vorkommen nur eines Vorhofspaars erscheint dagegen als Rückbildung (dibranchiate Cephalopoden

Fig. 180. Schematische Darstellung zur Vergleichung der Modificationen der Circulationscentren bei den Mollusken. *A* Theil des Dorsalgefässstammes und der Querstämme eines Wurmes. *B* Herz und Vorhöfe von Nautilus. *C* Herz und Vorhöfe eines Lamellibranchiaten oder Loliginen. *D* Dieselben Organe eines Octopus. *E* Herz und Vorhof eines Gasteropoden. *v* Herzkammer. *a* Vorkammer. *ac* Arteria cephalica. *ac* Arteria abdominalis. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

und Lamellibranchiaten), welche der Reduction der Kiemen entspricht. So finden wir also den Schlüssel zum Verständniss der Kammer- und Vorhofsbildungen bei den Mollusken, durch die Vergleichung mit einem indifferenteren Apparate. Wie ein Abschnitt des Dorsalgefässes zur Herzkammer umgewandelt ist, so bilden die davon ausgehenden Fortsetzungen Arterienstämme, die man da, wo sie ihren ursprünglichen Verlauf behalten haben, als vordere und hintere Aorta (Aorta cephalica und Aorta intestinalis oder abdominalis) unterscheidet (siehe Fig. 180. *B C*). Eine wichtige Lagerungsveränderung erscheint bei einem Theile der Cephalopoden, den Octopoden (*D*), wo der Stamm des Dorsalgefässes eine schlingenartige Krümmung vollführt hat, so dass beide arterielle Abschnitte (*ac* und *ai*) noch eine Strecke weit nach einer Richtung verlaufen. Dadurch nähern sich ihre Ursprungsstellen aus der Kammer, und es wird verständlich, wie aus einer ähnlichen Einrichtung der Circulationsapparat der Cephalophoren hervorgegangen sein muss, bei denen der Ursprung eines einzigen Arterienstammes aus der Herzkammer charakteristisch ist (*E*). Dieser Eine Arterienstamm theilt sich in zwei in ihrem Verbreitungsbezirke genau den beiden Arterienstämmen entsprechende Aeste (*ac* und *ai*), die bei den Cephalopoden aus den beiden Enden der Kammer hervorgehen. Erstere dürften somit aus den beiden ursprünglich in einer Axe gelagerten Arterienstämmen entstanden zu betrachten sein. Auch für eine paarige Vorhofsbildung als Repräsentant des niedern Zustandes bieten die Cephalophoren Beispiele. Die Verschmelzung zu Einem Raum ist durch die Modification der Arterienstämme bedingt, indem durch die Verbindung des hinteren mit dem vorderen eine Vereinigung beider Vorhöfe an der Uebergangsstelle zur Kammer nothwendig Platz greifen muss (vergl. *D* mit *E*).

In dem von diesem Gesichtspuncte aus beurtheilten Circulationsapparat der Mollusken treten die phylogenetischen Beziehungen dieses Thierstamms deutlich hervor, und machen die paläontologischen Thatsachen verständlicher, als die übliche Auffassung es vermag.

§ 277.

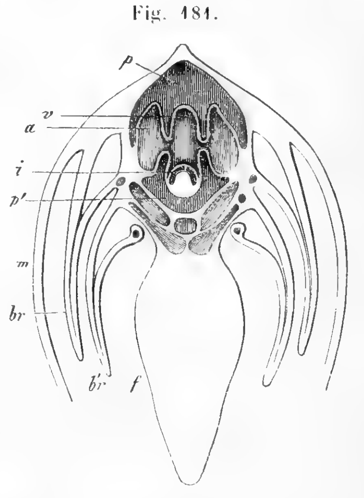
Das Herz der Lamellibranchiaten (Fig. 181. *v*) liegt stets in der Medianlinie des Körpers dicht unter dem Rücken von einem Pericardium umhüllt und von zwei seitlichen Vorhöfen (*a*) Blut empfangend, während vorne und hinten die oben erwähnten arteriellen Gefässstämme aus ihm entspringen. Bei den meisten Muschelthieren spaltet sich das Herz in zwei den Enddarm (*i*) umfassende Schenkel, die nach ihrer Vereinigung die vordere Körperarterie (Aorta) hervorgehen lassen. Dieses Durchbohrtsein vom Enddarm steigert sich bei Arca zu einer Duplicität des Herzens, indem es durch zwei vollständig von einander getrennte Kammern, jede mit einem Vorhofe versehen, dar-

gestellt wird. Jede Kammer entsendet eine Aorta, die sich vor einer ferneren Verzweigung mit der anderseitigen vereinigt, so dass also dennoch ein einfacher Arterien-Hauptstamm entsteht. Dasselbe gilt auch von dem hinteren Arterienstamme.

Von den beiden Arterienstämmen verläuft der vordere bis in die Gegend des Mundes, um hier unter Verzweigungen sich in weite Bluträume zu öffnen. Auch der hintere Arterienstamm, dessen Längenentwickelung von der Ausbildung der hinteren die Siphonen darstellenden Manteltheile abhängig ist, geht schliesslich in Bluträume oder Lacunen über.

Besonderer Wandungen entbehrende Räume verzweigen sich nicht allein im Mantel, sondern finden sich auch zwischen den Eingeweiden. Je nach der Weite dieser Räume sind grössere oder kleinere Blutbehälter unterscheidbar, welche sowohl ein Capillar-, als ein Venensystem vertreten. In regelmässigem Vorkommen bestehen solche grössere Sinusse an der Kiemenbasis, und ein mittlerer unpaarer, die Venenräume des Fusses sammelnder, dehnt sich der Länge nach zwischen den beiden Schliessmuskeln aus. Alle diese Bluträume stehen unter sich im Zusammenhange und bilden ein in den verschiedenen Theilen verschieden weites Maschenwerk. Die beiden seitlichen Räume communiciren auch noch mit dem Bojanus'schen Organe (§ 247).

Fig. 181.



Verfolgt man die Bahn, welche das aus den Arterien in die Lacunen ergossene Blut zurücklegt, so trifft man einen Theil davon auf dem Wege zum Mantel, einen andern Theil zu dem Eingeweidesack. Von da strömt ein Theil des Blutes in die Kiemensinusse und von hier aus entweder direct in die Kiemen, oder erst auf Umwegen durch die Bojanus'sche Drüse zu den Athmungsorganen. Dieser letztere Weg ist der von der Hauptmasse des Blutes passirte. Da aber zwischen den Blutbehältern an der Kiemenbasis und den Vorhöfen des Herzens auch noch eine directe Communication besteht, so wird ein, wenn auch kleiner Theil des Blutes, ohne in die Kiemen gelangt zu sein, zum Herzen zurückkehren. Hierzu kommt noch das Blut aus dem Mantel, welches gleichfalls direct in die Vorhöfe eintritt, jedoch wegen der respiratorischen Function der Mantellamellen nicht absolut als Venenblut betrachtet werden kann. Da in

Fig. 181. Senkrechter Querdurchschnitt einer Anodonta. *v* Herzkammer. *a* Vorhöfe. *p p'* Pericardialhöhle. *i* Enddarm. *m* Mantel. *br br'* Kiemen. *f* Fuss.

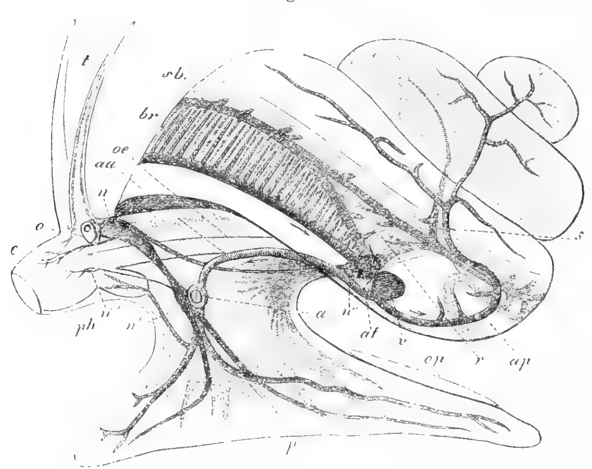
die Vorhöfe auch alles aus den Kiemen kommende Blut aufgenommen wird, so gelangt die ganze Blutmasse auf verschiedenen Wegen wieder zur Herzkammer zurück.

Bemerkenswerth ist das Verhältniss des Kreislaufs zu den Bojanus'schen Drüsen. Diese Absonderungsorgane sind dem in die Kiemen tretenden, somit venösen Blute in den Weg gelegt, so dass durch sie eine Art Pfortaderkreislauf sich einleitet, was um so wichtiger ist, als wir in anderen Abtheilungen der Mollusken, namentlich bei Cephalopoden, ganz homologe Einrichtungen antreffen.

§ 278.

Bei den Cephalophoren wird das gleichfalls von einem Pericardium umschlossene Herz aus einer meist rundlichen Kammer (Fig. 182. *v*) und einer Vorkammer gebildet. Die Rückenlage des Herzens ist durch die asymmetrische Entfaltung des Eingeweidesackes modificirt; immer findet es sich den Athmungsorganen benachbart, gegen welche

Fig. 182.



die dünnwandige Vorkammer gerichtet ist. Die bei Lamellibranchiaten bestehende Beziehung zum Enddarme findet sich bei manchen Gasteropoden wieder (Turbo, Nerita, Neritina), und geht sogar in eine Theilung der Kammer über (Chiton, Haliotis, Fissurella, Emarginula).

Fig. 182. Organisation von Paludina vipipara. *c* Kopf. *t* Tentakeln. *p* Fuss. *op* Operculum. *o* Auge. *a* Hörorgan. *n* Gehirn. *n'* Unteres Schlundganglion. *n''* Kiemenganglion. *n'''* Buccalganglion. *ph* Pharynx. *oe* Speiseröhre. *br* Kiemen. *r* Niere. *s* Venöser Sinus. *s b* Venöser Sinus an der Kiemenbasis. *f* Kiemenarterie. *at* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *ap* Hintere Arterie (Eingeweidearterie). *aa* Vordere Arterie. (Nach Leydig.)

Von der Kammer entspringt eine Körperarterie, die eine rückwärts verlaufende Eingeweidearterie (*ap*) abgibt, während der Stamm als Aorta cephalica (*aa*) sich fortsetzt. Diese verläuft gerade zum Vordertheile des Körpers und sendet meist einen starken Ast zum Fusse, der zuweilen als Fortsetzung des Hauptstammes erscheint. Ausserdem gibt sie auf ihrem Wege häufig noch Aeste zum Magen, zu den Speicheldrüsen u. s. w. und endet entweder einfach oder unter wiederholten Verzweigungen in der Nähe des Pharynx. Bei sehr entwickeltem Kopfe tritt sie noch durch den Schlundring; so bei den Heteropoden, bei denen sie eine beträchtlich grosse Fussarterie abgibt. Einen grössern Verbreitungsbezirk hat sie bei den Pteropoden, bei welchen sie im Kopfe in zwei grosse Endäste sich spaltet und diese in reichlicher Verzweigung in die Flosse eintreten lässt. Die der hinteren Arterie der Lamellibranchiaten entsprechende Eingeweidearterie zeigt bei den Pteropoden und niederen Gastropoden nur geringe Verästelungen und löst sich dann, wie die Kopfarterie in grössere Bluträume auf. Sehr entwickelt und vielfach an die Eingeweide verzweigt erscheint sie bei den Prosobranchiaten und Pulmonaten.

Die rückführenden Wege sind nach der Zahl, Form und Lagerung der Athmungsorgane verschieden. Bei den Opisthobranchiaten mit rückgebildeten Kiemen sammelt sich das Blut aus der Körperhöhle in der Nähe des Vorhofs, um von hier aus vom Herzen wieder aufgenommen zu werden. Bei den übrigen, mit distincten Athmungsorganen versehenen Cephalophoren bestehen bestimmte Canäle oder sogar mit besonderen Wandungen versehene Gefässe, welche das Blut aus den venösen Bahnen zu den Athmungsorganen hinführen. Von diesen tritt es im einfachsten Falle, wie bei manchen Opisthobranchiaten, ohne Dazwischentreten von Kiemenvenen, zum Vorhofe des Herzens über. Dies ist auch bei den meisten Pteropoden und Heteropoden der Fall. Mit einer grösseren Entwickelung der Kiemen sammelt sich das rückkehrende Blut in besondere Venenstämme, welche einzeln oder vereinigt in den Vorhof münden. Die Anordnung dieser Kiemenvenen ist immer genau der Ausdehnung wie der Lagerung der Athmungsorgane angepasst.

Bei vielen Opisthobranchiaten, z. B. Aeolidia, Scyllaea, Tritonia, gehen von den Kiemenorganen wirkliche Gefässe ab, welche sich nach und nach in grössere Stämme vereinigen und so einen mittleren oder zwei seitliche Kiemenvenenstämme her-

Fig. 183.

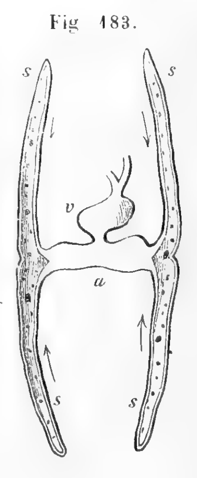


Fig. 183. Ein Theil der Circulationsorgane von Tritonia. *s* Venensinusse, geöffnet dargestellt. Die Wand ist von Oeffnungen durchsetzt, in welche Kiemenvenen einmünden. *v* Herzkammer mit der aus ihr entspringenden Arterie.

stellen, die sich mit dem Vorhofe des Herzens verbinden. Bei Vertheilung der Kiemen über eine grössere Körperoberfläche ist dies rückführende Kiemengefässsystem ausgedehnt, bei beschränkter Localisation dagegen reducirt (Doris, Polycera). Ersteres Verhalten ergibt sich z. B. bei Tritonia (Fig. 183), bei der zwei laterale Kiemenvenenstämme (*ss*) durch einen Querstamm zum Herzen führen. Der Quercanal bildet eine Art von doppeltem Vorhof (*a*), der jedoch nur mit einem Ostium in die Kammer (*v*) mündet. Die Wege, auf welchen das Blut zu den Kiemen gelangt, sind immer auf einem grössern oder kleineren Abschnitt lacunär. Bei manchen Opisthobranchiaten sammelt es sich aus der Leibeshöhle in Canäle, die im Integumente verlaufen, von wo es in die Kiemen vertheilt wird. Dahin gelangt jedoch nicht alles Blut, ein Theil wird, nachdem er in der Haut sich vertheilte, zum Herzen zurückgeführt.

Was die Lungenschnecken betrifft, so findet sich insofern eine weitere Complication als die in die Athemhöhlenwand tretenden Bluträume, also schon das den Athmungsorganen zuführende System, eine Differenzirung in gefässartige Canäle besitzen. Diese lösen sich hier in ein reiches Gefässnetz auf, aus welchem mehrere grössere, bestimmter abgegrenzte Stämme hervorkommen und sich zu einer in den Vorhof tretenden Lungenvene vereinigen. Man kann sich das Netz der Lungengefässe auch als einen grossen, in der Lungenwand ausgedehnten Blutsinus vorstellen, der von Stelle zu Stelle von Substanzinseln unterbrochen wird.

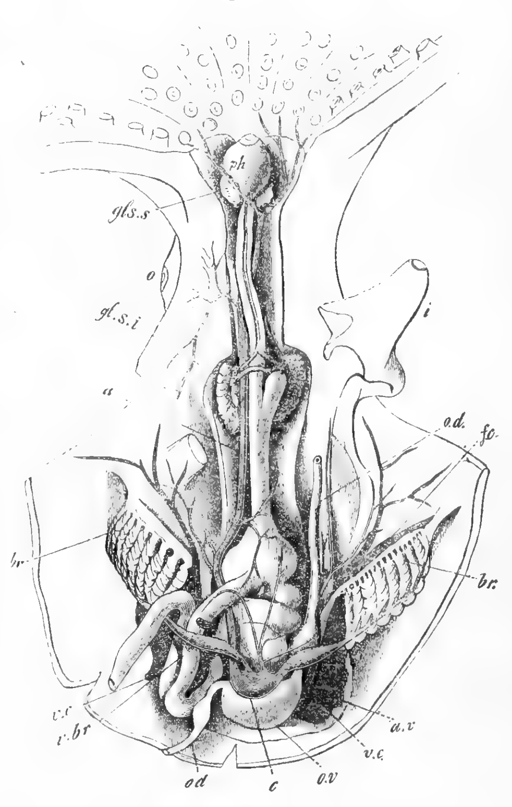
§ 279.

Das Herz der Cephalopoden liegt im Grunde des Eingeweidesackes, durch eine rundliche oder quer-ovale Kammer gebildet (Fig. 170. *c*, Fig. 184. *c*), welche ebenso viele Kiemenvenen aufnimmt, als Kiemen vorhanden sind. Bei Nautilus münden demnach vier, bei den übrigen Cephalopoden zwei Kiemenvenen in die Herzkammer. Vor der Einmündung zeigen die Kiemenvenen zumeist eine beträchtliche Erweiterung (Fig. 184. *v. br*, Fig. 170. *v*), die als Vorkammer gedeutet werden muss. Vom Herzen entspringen regelmässig zwei Arterienstämme: ein stärkerer, der gerade nach vorne verläuft, die Arteria cephalica (Fig. 170. *a*, Fig. 184. *a*) und entfernter davon ein meist nach hinten gerichteter kleinerer Stamm, die Arteria abdominalis (vergl. Fig. 184. *a'*). Aus dieser allgemeinen Anordnung geht die Uebereinstimmung mit den beiden anderen Classen klar hervor (vergl. oben § 276) und es besteht namentlich zu jenen Mollusken ein engerer Anschluss, welche durch die Duplicität der Vorkammern sich auszeichnen.

Die Arteria cephalica gibt vor Allem starke Aeste an den Mantel, einige Aeste an den Tractus intestinalis, sowie an den Trichter; im Kopfe angekommen, entsendet sie die Augenarterien, versorgt die Mundtheile und spaltet sich nach der Anzahl der Arme in grössere Aeste. Bei

einigen Cephalopoden gehen die Armarterien aus einem um den Anfangstheil der Speiseröhre gebildeten Ringgefässe hervor. Die Arteria abdominalis bietet grössere Verschiedenheiten; während sie bei den Sepien (Fig. 170. *a'*) und Loliginen der Arteria cephalica gegenüber entspringt, und damit ganz ähnliche Beziehungen besitzt wie die Eingeweidearterie der Lamellibranchiaten, tritt sie bei den Octopoden neben der Aorta vom vordern Umfange des Herzens hervor (Fig. 184), und vertheilt sich sehr bald in mehrere Aeste für das Darmrohr und die Geschlechtswerkzeuge. Bei den ersteren dagegen gibt sie noch zwei Aeste für die Flossen ab, an welchen bei Ommastrephes noch eine besondere Erweiterung (vielleicht ein Hilfsorgan des Kreislaufs) beobachtet wurde.

Fig. 184.



Der Uebergang der letzten Arterienverzweigungen in Venen wird durch ein überall reichlich entwickeltes Capillarsystem hergestellt. Dieses vertritt wenigstens im grössten Theile des Körpers die bei den Anderen verbreitete lacunäre Blutbahn, und erscheint als eine weitere Differenzirung derselben.

Die aus den Capillaren hervorgehenden Venenwurzeln sammeln sich in grössere Stämme, welche bald als wirkliche Venen erscheinen, bald in mächtige Räume ausgedehnt sind und so den Uebergang zu blossen Lacunen bilden. Bezüglich der specielleren Verhältnisse des Venensystems ist die Vereinigung der Armvenen in einen im Kopfe gelegenen Ringsinus anzuführen; dieser nimmt auch benachbarte kleinere Venenstämme auf und sendet einen grossen Blutcanal,

Fig. 184. Anatomie von Octopus. Mantelhöhle und Eingeweidesack von der Bauchseite geöffnet. *ph* Schlundkopf. *gls. s* Obere Speicheldrüsen. *gl s i* Untere Speicheldrüsen. *o* Auge. *i* Trichter. *br* Kiemen. *ov* Ovarium. *od* Eileiter. *c* Herz. *v. br* Kiemenvenen. *a* Arteria cephalica. *vc* Hohlvenen. *a v* Venenanhänge. (Nach Milne-Edwards.)

(Vena cephalica, auch als grosse Hohlvene bezeichnet) (Fig. 170. *v c*), abwärts in die Gegend der Kiemen. Hier theilt er sich bald (bei den Dibranchiaten) gabelförmig in zwei, bald (bei den Tetrabranchiaten) in vier Venenstämme (Kiemenarterien), welche nach Aufnahme anderer, vom Mantel und den Eingeweiden kommender Venen (*vc''*) sich zur Kiemenbasis begeben. Bei den meisten Cephalopoden bildet sich an den Kiemenarterien, durch Hinzukommen eines Muskelbeleges, ein contractiler Abschnitt, das Kiemenherz (Fig. 159. *vc'*), welches durch rasche Pulsationen als Hilfsorgan des Blutkreislaufs sich bemerklich macht. Vor diesem, den vierkiemigen Cephalopoden fehlenden Kiemenherzen, sind an der Kiemenarterie noch besondere Anhangsgebilde angebracht, Ausstülpungen der Kiemenarterie, welche von dem in die Kiemen tretenden venösen Blute in gleicher Weise bespült werden, wie die Bojanus'schen Drüsen der Muschelthiere (s. Excretionsorgane § 248).

Wenn man auch in den erwähnten venösen Blutbehältern ein mit geschlossenen Wandungen versehenes Venensystem erkennen möchte, so fehlen doch auch wirkliche Blutlacunen nicht. Sie zeigen sogar eine Verbreitung, ähnlich wie bei den übrigen Molluskenclassen. Einen solchen Blutraum stellt die Leibeshöhle vor, in der sämmtliche eingelagerte Organe vom Venenblut gebadet werden. In diesen Blutraum münden verschiedene Venen ein, und ausserdem steht er durch zwei Canäle mit der grossen Hohlvene (Vena cephalica) in Verbindung.

§ 280.

Die Blutflüssigkeit der Mollusken ist in der Regel farblos, häufig mit einem bläulichen oder opalisirenden Schimmer. Doch spielt sie bei manchen Cephalopoden ins violette oder grüne, und einige Gasteropoden (Planorbis) besitzen rothes Blut, dessen Färbung vom Plasma herrührt.

Die Formbestandtheile der Blutflüssigkeit sind in allen Fällen farblos, erscheinen als indifferente Zellen, deren amoeboïde Bewegungen bei Muschelthieren und Schnecken mancherlei pseudopodienartige Fortsatzbildungen auftreten lassen.

Siebenter Abschnitt.

Wirbelthiere.

Allgemeine Uebersicht.

§ 281.

Der Besitz eines die Längsaxe des Körpers durchsetzenden Skelets sowie die Gliederung des Körpers in eine Mehrzahl von Metameren (Urwirbel) bildet die unterscheidenden Charaktere der Wirbelthiere. Durch letzteres Verhalten, scheiden sie sich von den Tunikaten, mit denen sie die Skeletanlage nicht nur, sondern auch die sämmtlichen Primitivorgane in grösster Uebereinstimmung besitzen, und durch das in der Chorda dorsalis repräsentirte Axenskelet ergeben sich wichtige Unterschiede von allen übrigen Wirbellosen.

Das Axenskelet scheidet zugleich einen dorsalen und ventralen Körpertheil. Ersterer birgt das centrale Nervensystem, letzterer umschliesst den aus einer respiratorischen Vorkammer sich fortsetzenden Nahrungscanal, der sammt den von ihm aus differenzirten Organen, in eine Leibeshöhle eingebettet ist. Damit sind zwei längs des Körpers ausgedehnte Gebiete unterscheidbar, ein oberes, neurales, und ein unteres oder gastrales, welch letzterem auch das Canalsystem für die ernährende Flüssigkeit in seinen Hauptstämmen zugetheilt ist.

Die einzelnen Abtheilungen ordnen sich in folgender Uebersicht:

A. Acrania.
- Leptocardii.
  - *Amphioxus.*

B. Craniota.
- I. Cyclostomata[1] (Monorhina, Häckel).
  - Myxinoidea.
    - *Bdellostoma, Myxine.*
  - Petromyzontes.
    - *Petromyzon.*

---

1) Die Cyclostomen verdienen nach Häckel's Vorgange vollständig den übrigen Cranioten gegenüber gestellt zu werden. Abgesehen von zahlreichen Singularitäten ist der Mangel des bei den Gnathostomen eine wichtige Rolle spielenden inneren Visceralskeletes, und damit in Zusammenhang der Mangel des Kieferapparates wie auch wohl der Gliedmaassen von grosser Bedeutung.

II. Gnathostomata (Amphirhina Hkl.).

a) Anamnia.

1) Pisces.

Selachii.

Squali.

Hexanchus, *Heptanchus*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Galeus*, *Scyllium*, *Squatina*.

Rajae.

Raja, *Torpedo*, *Trygon*.

Holocephali.

Chimaera.

Dipnoï.

Monopneumones.

Ceratodus.

Dipneumones.

Protopterus, *Lepidosiren*.

Ganoïdei[1]).

Sturiones.

Acipenser, *Spatularia*.

Polypterini.

Polypterus.

Lepidosteini.

Lepidosteus.

Amiadini.

Amia.

Teleostei.

Physostomi.

Abdominales.

Clupea, *Salmo*, *Esox*, *Cyprinus*, *Silurus*, *Mormyrus*.

Apodes.

Muraena, *Conger*, *Gymnotus*.

Physoclysti.

Anacanthini.

Gadus, *Pleuronectes*.

Pharyngognathi.

Belone, *Hemirhamphus*, *Chromis*, *Labrus*.

Acanthapteri.

Perca, *Labrax*, *Trigla*, *Scropaena*, *Anabas*, *Mugil*, *Scomber*, *Zeus*, *Trachypterus*, *Gobius*, *Cyclopterus*, *Blennius*, *Lophius*.

Plectognathi.

Ostracion, *Diodon*, *Orthagoriscus*.

Lophobranchii.

Syngnathus, *Hippocampus*.

---

1) Jede der aufgeführten Ganoïden-Abtheilungen betrachte ich als eine sehr selbständige. Sie stellen die letzten Ausläufer sehr divergenter Formenreihen vor, von denen die der Polypterini manches Verwandte mit den Dipnoï besitzt, die Amiaden dagegen als nächste Verwandte der Teleostier (Clupeïden) sich darstellen. Den Selachiern zeigen sich die Störe am meisten verwandt.

Die Selachier selbst muss ich als die der Stammform der gnathostomen Wirbelthiere am nächsten stehende betrachten. Davon erscheinen sowohl die Holocephali, Dipnoï und Ganoïden abgezweigt, während die Teleostier wieder eine Abzweigung vom Ganoïdenaste vorstellen.

2) Amphibia[1].
Urodela.
Perennibranchiata.
Siredon, Menobranchus, Proteus.
Caducibranchiata.
Derotremata.
Cryptobranchus, Menopoma.
Salamandrina.
Triton, Salamandra.
Anura.
Pelobates, Bombinator, Hyla, Ceratophrys, Rana, Bufo.
Gymnophiona.
Coecilia.

b) Amniota.

1) Reptilia[2].
Chelonii.
Sphargis, Trionyx, Chelonia, Chelys, Chelydra, Emys, Testudo.
Saurii.
Ascalabota.
Platydactylus, Hemidactylus.
Rhynchocephala.
Sphenodon.
Lacertina.
Iguana, Calotes, Draco, Phrynosoma, Uromastix, Lacerta. Ameiva.
Monitores.
Monitor, Psammosaurus.
Scincoïdea.
Scincus, Seps, Anguis.
Chalcidea (Ptychopleura).
Chalcis, Zonurus.
Chamaeleonida.
Chamaeleo.
Amphisbaenida (Annulata).
Amphisbaena, Lepidosternum.

---

1) Die lebenden Amphibien bilden eine nur sehr kleine in vielen Stücken bedeutende Rückbildungen aufweisende Gruppe, der mit Sicherheit auch nur wenige fossile Formen beizuzählen sind. Die paläontologischen Urkunden sind für den Amphibienstamm in höchstem Grade lückenhaft. Bestehen auch manche Gründe, ihnen die Archegosaurier beizuzählen, so besitzen diese doch wieder vieles, welches an Reptilien Anschlüsse bietet.

2) Die einzelnen Abtheilungen dieser Classe erscheinen als sehr divergente Endzweige eines in der Vorzeit überaus reich verzweigten Astes der Vertebraten. Manche der zu den Reptilien gerechneten fossilen Abtheilungen, wie die Enaliosaurier, scheinen sich jedoch schon vor den Amphibien vom Vertebratenstamm abgezweigt zu haben. Andere, wie die Dicynodonten und die Pterodactylen, stellen den Ordnungen der lebenden ebenbürtige Abtheilungen dar, und endlich liegen bei noch anderen, wie den Dinosauriern, manche zum Typus der Vögel führende Einrichtungen vor.

Ophidii[1].

Eurystomata.

Phyton, Boa, Coluber, Tropidonotus, Dryophis, Dipsas, Hydrophis, Crotalus, Trigonocephalus, Vipera.

Stenostomata.

Typhlops, Uropeltis.

Crocodilini.

Alligator, Crocodilus, Ramphostoma.

2) Aves[2].

Ratitae.

Struthio, Dromaeus, Apteryx.

Carinatae.

Gallinaceae.

Megapodius, Penelope, Crax, Crypturus, Lagopus, Tetrao, Pavo, Numida, Gallus, Phasianus.

Columbae.

Columba.

Grallatores.

Otis, Dicholophus, Psophia, Grus, Ibis, Ardea, Ciconia, Vanellus, Charadrius, Numenius, Scolopax, Fulica, Gallinula, Rallus.

Natatores (Palmipedes).

Procellaria, Sterna, Larus, Phaëton, Plotus, Pelecanus, Carbo, Mergus, Anser, Anas, Cygnus, Phoenicopterus, Mormon, Uria, Alca, Aptenodytes.

Passeres (Insessores).

Fringilla, Alauda, Turdus, Sylvia, Motacilla, Sitta, Parus, Muscicapa, Lanius, Sturnus, Garrulus, Corvus, Hirundo, Certhia, Trochilus, Upupa, Merops, Coracias, Alcedo, Buceros.

3) Mammalia.

Ornithodelphia (Monotremata).

Ornithorhynchus, Echidna.

Didelphia[3] (Marsupialia).

Botanophaga.

Halmaturus, Dendrolagus, Phascolomys, Phascolarctus, Phalangista.

---

1) Die Ophidier stellen eine den Sauriern zunächst stehende, von diesen abstammende Abtheilung vor, die mit diesen zusammen den Schildkröten oder den Crocodilen gleichwerthig ist; wie sie denn von Stannius als Streptostylica zusammengefasst wurden.

2) Die aus reptilienartigen Formen hervorgegangene Classe der Vögel bildet eine in den wichtigsten Verhältnissen der Organisation in sehr wenig divergente Gruppen sich theilende Classe, denn die Charaktere jener Unterabtheilungen betreffen viel unwesentlichere Merkmale im Vergleiche zu jenen anderer Vertebraten-Gruppen.

3) Die Abtheilung der Marsupialia fasse ich als eine den monodelphen Säugethieren desshalb gleichwerthige auf, weil nicht nur in ihr Repräsentanten der meisten Ordnungen der Monodelphen sich finden, sondern weil auch für die Monodelphen mehrfache Andeutungen bestehen, die auf eine Entstehung aus didelphen Formen hinweisen. Die Marsupialia, oder mit den Monotremen zusammen, die Implacentalia, stellen sich damit als die Vorläufer der Placentalia heraus.

Zoophaga.
Perameles, Dasyurus, Thylacinus, Didelphis, Chironectes.
Monodelphia (Placentalia).
Edentata[1].
Myrmecophaga, Manis, Chlamydophorus, Dasypus, Bradypus.
Indeciduata[2].
(Ungulata).
Artiodactyla.
Sus, Dicotyles, Moschus, Camelopardalis, Cervus, Antilope, Capra, Ovis, Bos.
Tylopoda.
Camelus, Auchenia.
Perissodactyla.
Tapirus, Rhinoceros, Equus.
Sirenia.
Manatus, Halicore.
Cetacea[3].
Delphinus, Physeter, Balaenoptera, Balaena.
Deciduata[4].
Prosimiae.
Stenops, Lemur, Otolicnus, Tarsius, Galeopithecus, Chiromys.
Rodentia.
Sciurus, Spermophilus, Arctomys; Mus, Hypudaeus, Cricetus, Georhychus, Spalax, Pedetes, Dipus; Lagostomus, Myopotamus, Castor, Hystrix, Erethizon, Cölogenys, Cavia, Lagomys, Lepus.
Proboscidea.
Elephas.
Lamnungia.
Hyrax.

---

1) Die bedeutende Verschiedenheit, welche die Placentarverhältnisse der einzelnen Edentaten darbieten, lässt diese Ordnung nicht unter eine der beiden grossen Gruppen der übrigen placentalen Säugethiere bringen, in denen die einzelnen Ordnungen durch übereinstimmendes Verhalten der Placenta ausgezeichnet sind.

2) Die Indeciduata bilden eine vom gemeinsamen Säugethierstamm ziemlich weit entfernte Gruppe, deren Glieder mehr durch das negative Moment des Fehlens der Decidua zusammengehalten werden als durch irgend einen positiven Charakter.

3) Wenn die Cetaceen durch fossile Formen (Zeuglodon u. a.) mit den Pinnipedien unter den Deciduaten zu verknüpfen sind, so ist daraus ein Verwandtschaftsgrad zu folgern, und die Cetaceen müssten demgemäss von den Indeciduaten getrennt werden. Allein die Organisation der Walthiere bietet so viel mit Ungulaten übereinstimmendes, dass ihre Stellung bei den Indeciduaten für jetzt noch gerechtfertigt ist, zumal auch die Bildung der Eihüllen auf diese Abtheilung verweist.

4) In der Reihenfolge der Deciduaten-Ordnungen stehen die Prosimiae voran, weil sie ähnlich wie die Beutelthiere den Placentalen gegenüber eine Anzahl von Formen umfassen, die in den übrigen Ordnungen selbständiger sich darstellen. Als solche erscheinen die Nager, Insectenfresser und Raubthiere, ebenso die Primaten. Die Proboscidea und Lamnungia bieten verwandtschaftliche Verhältnisse mit den Rodentien, wie die Chiroptera mit den Insectivoren.

Insectivora.

Chrysochloris, Talpa, Sorex, Myogale, Erinaceus.

Chiroptera.

Pteropus, Rhinolophus, Glossophaga, Vespertilio, Vesperugo.

Fera.

Carnivora.

Felis, Hyaena, Proteles, Canis, Herpestes, Viverra, Lutra, Mustela, Meles, Nasua, Procyon, Ursus.

Pinnipedia.

Phoca, Otaria, Trichechus.

Primates.

Hapale, Callithrix; Ateles, Mycetes, Cebus; Cynocephalus, Inuus, Cercopithecus; Troglodytes, Hylobates, Pithecus; Homo.

Literatur.

Wirbelthiere im Allgemeinen: Cuvier, Recherches sur les Ossemens fossiles. 4. Edit. 10 vols. av. Atlas. Paris 1834—36. — Owen, R., On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I—III. London 1866—68. — Huxley, Th. H., A Manual of the anatomy of vertebrated animals. London 1871. — Gegenbaur, Untersuchungen z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. I—III. Leipzig 1864—72. — Parker, W. K., Shoulder girdle and Sternum. London 1868. Ray Soc.

Leptocardier: J. Müller, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abhandl. d. Berl. Acad. 1844. — Goodsir, Transact. Royal Soc. of Edinburgh. T. XV. i. — Quatrefages, Ann. sc. nat. III. iv. — Kowalewsky, A., Entwickl. des Amphioxus. Mém. Acad. impér. des sc. de St. Petersbourg. Sér. VII. T. XI.

Cyclostomen: J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoïden. Abhandl. d. Berl. Acad. 1835—45. — Derselbe, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden. Ebend. 1846. — Rathke, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825. — Derselbe, Ueber den Bau des Querders. Beitr. z. Gesch. der Thierwelt IV. Halle 1827.

Fische: A. Monro, The structure and physiology of fishes. Edinburgh 1785. Deutsch von Schneider 1787. — Cuvier et Valenciennes, hist. nat. des poissons. XXII vols. 1828—48. — Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. 5 vols av. Atlas. 1833—43. — Agassiz et Vogt, Anatomie des Salmones. Neufchatel 1845. — Leydig, Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. — Owen, Description of Lepidosiren annectens, Transact. Linn. Soc. XVIII. — Bischoff, Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840. — Hyrtl, Lepidos. parad. Abhandl. der böhm. Ges. d. Wiss. 1845. — Peters, Lepidosiren. Arch. f. Anat. und Phys. 1845. — Günther, Ceratodus, Philos. transact. 1871.

Amphibien: Cuvier, in Recueil d'observations de Zoologie et d'Anat. comp. I. 1805. — Rusconi et Configliachi, Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Pavia 1818. — Derselbe, Hist. naturelle, développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854. — J. Müller, Beiträge zur Anatomie der Amphibien. Zeitschr. f. Physiol. IV, 1832. — Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834. — Mayer, Zur Anatomie der Amphibien. Analecten f. vergleichende

Anatomie. Bonn 1835. — CALORI, Sulla Anatomia del Axolotl. Mem. della Accademia delle sc. dell' istituto di Bologna III. 1851. — RATHKE (Coecilia annulata). Arch. f. Anatom. u. Phys. 1852. S. 334. — LEYDIG, Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. — L. VAILLANT (Siren lacertina). Ann. sc. nat. IV. XVIII. — V. VAN DER HOEVEN, Ontleed-en deerkundige Bijdragen tot de Kenniss von Menobranchus. Leyden 1867.

Reptilien: TIEDEMANN, Anat. u. Naturgesch. des Drachen. Nürnberg 1811. — BOJANUS, Anatomia testudinis europaeae. Vilnae 1819. — SCHLEGEL, Essai sur la physiognomie des serpens. Amsterdam 1837. — DUMÉRIL et BIBRON, Erpétologie générale. Paris 1834—54. — DUVERNOY (Serpens). Ann. sc. nat. I. XXX. — RATHKE, Entwickelungsgesch. der Natter. Königsberg 1837. — Derselbe, Entwickelung der Schildkröten. Braunschw. 1848. — Derselbe, Ueber die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschw. 1866. — CALORI (Uromastix), Mem. della Accad. delle sc. dell'ist. di Bologna III. II. 1863. — GÜNTHER (Hatteria), Phil. Tr. 1867. II. — LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

Vögel: TIEDEMANN, Anatomie und Naturgesch. der Vögel. Heidelberg 1810—14. OWEN, On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Zool. Soc. II. III. — Derselbe, Art. Aves in Todds Cyclopaedia I.

Säugethiere: FLOWER, Osteology of the Mammalia. London 1870. — MECKEL, J. Fr., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lips. 1826. — VROLIK (Dendrolagus), Verhandel. d. Kon. Acad. Amsterd. V. — GURLT, Handb. d. vergl. Anat. der Haussäugethiere. 4. Aufl. Berlin 1860. — FRANCK, L., Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871. — BRANDT (Lama), Mém. Acad. St. Petersbourg 1841. — OWEN (Giraffe), Transact. Z. Soc. II. Derselbe (Rhinoceros), Transact. Zool. Soc. IV. II. — MILNE-EDWARDS, Alph. (Moschiden), Ann. sc. nat. V. II. — CAMPER, Observations sur la structure intime et le Squelette de Cétacées. Paris 1820. — RAPP, die Cetaceen, Stuttg. und Tübingen 1837. — VROLIK, Natuur- en ontleedkund. Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. — ESCHRICHT, Untersuch. über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849. — RAPP, Anatom. Untersuchungen über die Edentaten. 2. Aufl. Tübingen 1852. — OWEN (Myrmecophaga jubata), Tr. Z. Soc. IV. — HYRTL (Chlamydophorus truncatus), Denkschr. d. Wiener Açad. IX. 1855. — PALLAS, Nov. spec. quadrup. e glirium ordine. Erlangen 1778. — CAMPER, descript. anat. d'un Elephant mâle. Paris 1802. — FISCHER, Anatomie der Maki. Frankf. 1804. BURMEISTER, Beiträge z. nähern Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. — VROLIK (Stenops), Nieuwe Verhandel. Acad. Amsterd. X. — VAN DER HOEVEN (Stenops), Verhand. d. Acad. Amst. VIII. — OWEN, Monograph on the Aye-Aye. London 1863. — PETERS (Chiromys), Abhandl. d. Berliner Acad. 1865. — TYSON, Anatomy of a Pygmy. London Sec., edit. 1751. — VROLIK, Rech. d'anat. comp. sur le Chimpanse. Amsterdam 1841. — DUUERNOY, G. L., Caract. anat. des grands singes. Archives du Muséum VIII. — Für die Anatomie des Menschen wird auf Handbücher verwiesen.

Körperform.

§ 282.

In den allgemeinsten Verhältnissen schliessen sich die Wirbelthiere an die niederen Abtheilungen des Thierreiches, vorzüglich an die der Würmer an, wie denn auch die niederste Form (Amphioxus) noch Zustände ontogenetisch durchläuft, welche mit den ersten Entwickelungs-

stadien der Würmer übereinstimmen (Gastrulaform), bei den Cranioten jedoch nicht mehr zur Ausprägung gelangen. Die Ontogenie bietet überdies bei den letzteren zahlreiche auf das Bestehen einer tieferen Kluft hinweisende Verschiedenheiten. Unter äusserlichem Zurücktreten der Metamerie sind dorsale und ventrale Flächen allgemein unterscheidbar, dem vordern Pole der Längsaxe des Körpers nahe liegt die Eingangsöffnung des Nahrungscanals in ventraler Stellung, und ebenso ventral aber vom aboralen Pole mehr oder minder weit entfernt findet sich die Auswurfsöffnung. Von grösseren Körperabschnitten sind drei auch in den niedersten Abtheilungen unterscheidbar. Der vordere eine respiratorische Vorkammer des Nahrungscanals bergende und demgemäss durch seitliche Durchbrechungen der Leibeswand ausgezeichnete Abschnitt trägt die höheren Sinnesorgane und lässt bei den Cranioten durch Concrescenz und Differenzirung den Kopf entstehen.

Der zweite Abschnitt, bei Amphioxus mit dem vorhergehenden noch ziemlich gleichartig, und am dorsalen Theile sogar ohne jede Gränze an jenen sich anschliessend, bildet den die Leibeshöhle mit ihren Contentis bergenden Rumpf, der wiederum nur durch die Analöffnung vom letzten oder caudalen Theil des Körpers abgegränzt wird. In dem Maasse als durch jene Oeffnung nur an beschränkter Stelle eine Gränze geboten wird, ist der caudale Abschnitt des Körpers als wenig gesondert zu betrachten.

Mit der Entstehung des Kopfes und der in ihm und an ihm differenzirten Organe empfängt der Wirbelthierkörper ein ihn von den Wirbellosen auch äusserlich schärfer sonderndes Attribut, dessen Werth schon aus der beträchtlich grösseren Zahl in ihm aufgegangener Metameren hervorleuchtet und dem hohen Differenzirungsgrad seiner Organe entspricht. Fernere Sonderungen treten mit der Bildung der paarigen Gliedmaassen auf, denn wie bei den Cyclostomen mit dem Fehlen derselben Rumpftheil und Schwanztheil äusserlich wie bei den Acrania nur durch die Analöffnung unterscheidbar sind, so bilden die Hintergliedmaassen bei den Gnathostomen für jene Abschnitte eine schärfere Begränzung, und das Gleiche wird für den Kopf und Rumpf durch die Vordergliedmaassen geleistet.

Die Ablösung der Vordergliedmaassen vom Kopfe, wie sie unter den Fischen bereits bei Selachiern ausgeführt ist, sondert vom Rumpfe einen Halsabschnitt als Verbindungsglied mit dem Kopfe, welchem Verhalten wir von den Amphibien an begegnen. Die Verbindung der Vordergliedmaassen mit einem Abschnitt des Rumpfes lässt diesen als Brusttheil vom dahinterliegenden Lumbaltheile sondern. Der bei den Fischen noch einheitliche Rumpf zerfällt somit bei den Amnioten in eine Hals-, Brust- und Lendenregion, die in den einzelnen Abtheilungen eine verschiedene Ausdehnung besitzen.

Auch der Caudalabschnitt des Leibes unterliegt einer allmählichen Differenzirung. Bei Fischen kaum abgegränzt schliesst er sich bei

Amphibien (Urodelen) und Reptilien (Eidechsen, Crocodile), zwar durch die Hintergliedmaassen vom Rumpfe geschieden, doch durch bedeutenderes Volum an letzteren enger an, und empfängt, nachdem er bei den Vögeln sich rückgebildet zeigt, erst bei den Säugethieren, durch bedeutende Minderung seiner Stärke selbst bei ansehnlicher Länge den Charakter eines Körperanhanges der damit zugleich im Gegensatze zu den untern Abtheilungen (Urodelen, Saurier, Crocodile) grössere Schwankungen seiner Längsdimension eingeht.

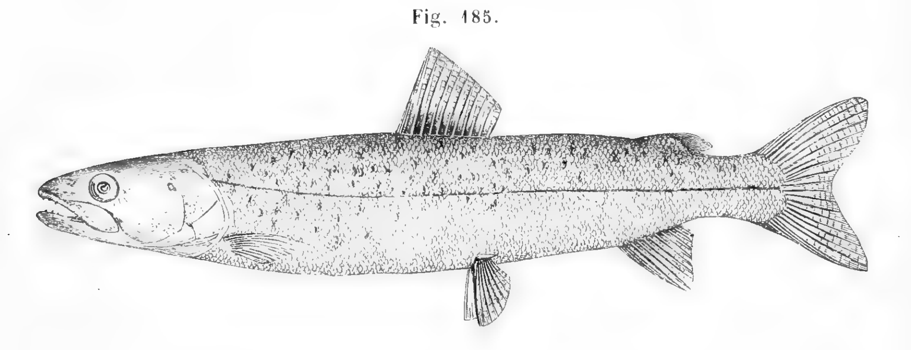
In allen grösseren Abtheilungen entstehen auf Anpassungen zurückführbare Modificationen, von denen die mit der Rückbildung der Gliedmaassen verbundenen auf die Körperform am auffälligsten zurückwirken.

Gliedmaassen.

§ 283.

Die vom Körper der Wirbelthiere ausgehenden vorwiegend als Bewegungsorgane fungirenden Gliedmaassen müssen wir in paarige und unpaarige sondern. Die unpaaren entstehen aus einer senkrechten, den Körper vom Kopfe bis zum After umziehenden Membran,

Fig. 185.



die als eine Fortsatzbildung des Integumentes erscheint. Indem in dieser Membran feste Gebilde und besondere Muskeln auftreten, gestaltet sich der blosse Hautsaum zu einem complicirten Apparate, den man als Flosse bezeichnet. Dieses Gebilde behält entweder die ursprüngliche Continuität der Anordnung bei, oder sondert sich durch Rückbildung einzelner Strecken und fernere Ausbildung der bestehen bleibenden in mehrfache Abschnitte. Die daraus entstehenden unpaaren Flossen werden nach ihrer Lagerung in Rücken-, Schwanz- und Afterflosse unterschieden. Sie fungiren vorwiegend als Steuerruder und nur der Schwanzflosse kommt insofern auch eine activ locomoto-

Fig. 185. Ein Teleostier (Salmo hucho) zur Darstellung der Flossen. (Nach Heckel und Kner.)

rische Bedeutung zu als mit ihr der Schwanztheil des Körpers endigt, welcher durch seitliche Actionen bei der Ortsbewegung eine wichtige Rolle spielt. Während diese Gebilde den Fischen allgemein zukommen, sind sie bei den Amphibien nur in frühen Entwickelungsstadien verbreitet, ohne dass jedoch in ihnen Stützapparate auftreten. Solche fehlen auch jenen Amphibien, welche noch im ausgebildeten Zustande die unpaare Hautflosse besitzen, wie die Mehrzahl der Urodelen.

Bei den Reptilien sind nur noch Andeutungen des senkrechten Hautsaumes wahrnehmbar, den meisten fehlt die Einrichtung gänzlich, wie sie denn ebenso bei den höheren Classen nicht wieder zu finden ist, denn das bei manchen Cetaceen erscheinende senkrechte Flossengebilde ist auf keinen Fall von jenem Flossensaum ableitbar, sondern als eine erst innerhalb der Ordnung erworbene Organisation zu beurtheilen, was auch von der horizontalen Schwanzflosse dieser Säugethiere gilt.

§ 284.

Im Gegensatze zu vielen Abtheilungen der Wirbellosen, deren paarige Gliedmaassen entweder auf Alle oder doch auf eine grosse Zahl von Metameren sich vertheilt finden, trifft sich bei den Wirbelthieren eine bis jetzt ausnahmslose Beschränkung dieser Gliedmaassen auf zwei Paare, die als vorderes und hinteres zu unterscheiden sind. Auch sie empfangen einen vom Stamme des Körpers in sie übertretenden Stützapparat, dem eine besondere Muskulatur angehört.

Sie geben sich als ursprünglich vollkommen homodyname Organe zu erkennen, die im Einklange mit der Verschiedenartigkeit der an sie geforderten Leistungen sich allmählich verschieden gestalten und in demselben Maasse die Homodynamie verhüllen, die nur durch strenge Vergleichung der einzelnen Theile nachweisbar bleibt.

Den Acrania wie den Cyclostomen fehlen sie gänzlich, dagegen sind sie bei den Gnathostomen allgemein, und wie auch immer innerhalb einzelner grösserer oder kleinerer Abtheilungen derselben Rückbildungen beider Gliedmaassen oder auch ein äusseres Verschwinden des einen oder des andern Paares Platz greift, so ist dieses stets als ein secundärer, den vollkommen entwickelten Zustand voraussetzender Befund zu beurtheilen. Das bezeugen nicht blos die mannichfachen Stadien der Verkümmerung sondern auch deutlich sprechende Spuren die selbst beim gänzlichen äussern Mangel noch an den Verbindungsstellen mit dem Stamme erkennbar sind.

Der bei den Fischen bestehende niedere Zustand lässt die Gliedmaassen als ein einheitliches, der äusseren Gliederung in einzelne grössere Abschnitte entbehrendes Ganze erscheinen, dessen Oberflächenentfaltung bei der Ruderfunction des Organes von Bedeutung ist. Vorder- und Hintergliedmaassen die hier als Brust- und Bauch-

flossen unterschieden werden, besitzen im Wesentlichen übereinstimmenden Bau, doch hat in der Regel die Brustflosse in Zusammenhang mit ihrer Lagerung an dem voluminöseren Theile des Körpers eine bedeutendere Grösse, und zeigt einen kräftigeren Bau, der uns aus der den vordern Gliedmaassen zukommenden Initiative und dem darin liegenden Uebergewicht gegen die Hintergliedmaassen erklärbar wird.

Entsprechend einer gleichartigen Bewegungsweise im Wasser kamen auch die Gliedmaassen der fossilen Enaliosaurier, wie uns die Skeletreste lehren, mit den Flossen der Fische wenigstens durch den Mangel einer queren Gliederung überein.

Unter den Amphibien tritt uns vor Allem eine quere Gliederung der Gliedmaassen entgegen, indem nunmehr einzelne Abschnitte scharf von einander getrennt sind. Wir unterscheiden an der vordern Gliedmaasse Oberarm, Vorderarm und Hand, denen Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss an der Hintergliedmaasse entsprechen. Diese Scheidung steht mit der grössern Längenentfaltung der beiden ersten Abschnitte in Verbindung, wodurch die einzelnen Abschnitte zu einander in das Verhältniss von Hebelarmen treten und damit eine Winkelstellung gegeneinander eingehen.

Zu der in der Abschnittbildung sich aussprechenden Sonderung tritt eine Differenzirung des Endabschnittes, an dem von nun an eine auf 5 beschränkte Zahl von Endgliedern in den Fingern und Zehen unterscheidbar wird. Da ihr am meisten nach aussen ragender Körpertheil stets in höherem Grade modificirenden Einwirkungen ausgesetzt ist, so finden zahlreiche Anpassungen hier einen fruchtbaren Boden der Modification, und wenig Körpertheile bieten so mannichfache Veränderungen als jene Endabschnitte der Gliedmaassen: Hand und Fuss.

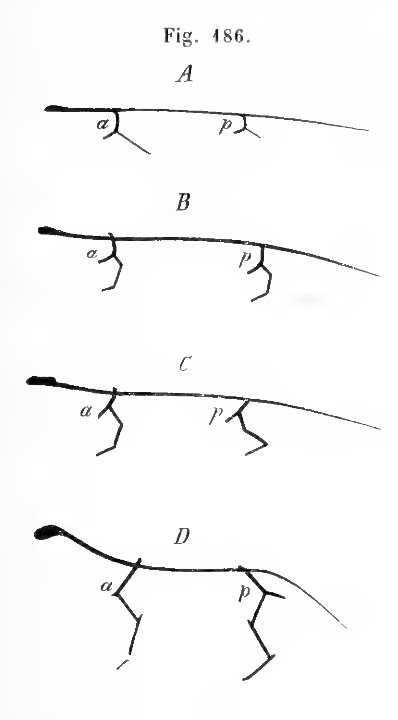
Die primitive Vereinigung an Fingern und Zehen in eine durch Hand und Fuss repräsentirte Ruderplatte besteht häufig durch eine Verbindungsmembran (Schwimmhaut) fort und erhält sich auch bei manchen Reptilien, bei vielen Vögeln an der Hintergliedmaasse und sogar bei einer Anzahl von Säugethieren, immer in Anpassung an die Function der betreffenden Gliedmaassen als Ruderorgane.

Die mit der Ortsbewegung auf dem Lande erlangte, aber bei der Locomotion im Wasser noch vielfach verwendete Winkelstellung gestaltet sich allmählich für beiderlei Extremitäten verschieden, der Verschiedenheit der Function entsprechend, welche Vorder- und Hinterextremität bei der Bewegung auf dem Boden besitzen.

Bei den Amphibien (*B*) sind diese Verhältnisse bereits deutlich wahrnehmbar, aber die Verschiedenheit der Stellung zwischen Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel, ist minder beträchtlich. Oberarm und Oberschenkel sind fast gleichartig nach aussen gerichtet, und daran fügen sich Unterarm und Unterschenkel in einem median geöffneten Winkel. Der Scheitel des Winkels liegt nach aussen, für die Vorderextremität etwas nach hinten, für die Hinterextremität etwas nach

vorne zu. Letzteres Verhalten prägt sich bei den Reptilien (*C*) weiter aus, und erreicht bei den Säugethieren eine noch höhere Stufe, indem die Ebenen, in denen die Winkelstellung beiderseitiger Gliedmaassen stattfindet, zur senkrechten Medianebene des Körpers eine parallele Stellung nehmen. Daraus entspringt eine grössere Selbständigkeit der Gliedmaassen, die nunmehr zu Stützen des Körpers geworden sind, indem sie ihn vom Boden erheben. Durch jene Aenderung in der Stellung der Ebene, in welcher der von der Extremität gebildete Winkel liegt, kommt für die Säugethiere (*D*) eine totale Verschiedenheit der Winkel zwischen den gleichwerthigen Abschnitten zum Ausdruck, und diese verhalten sich an Vorder- und Hinterextremität in umgekehrtem Sinne. Der Winkel zwischen Ober- und Unterarm ist nach vorne, jener zwischen Ober- und Unterschenkel nach hinten offen. An allen diesen Veränderungen nehmen die Skelettheile, welche die Stützorgane der Gliedmaassen tragen, den innigsten Antheil.

Fig. 186.



Innerhalb des Rahmens dieser allgemeinen Modificationen der Gliedmaassen finden auf engere Abtheilungen beschränkte, aus der speciellen Verschiedenheit der physiologischen Leistung erklärbare Veränderungen statt. Die Hintergliedmaasse übernimmt in überwiegender Ausbildung die complicirtere Function eines Sprungorganes, wie bei den Fröschen, oder sie kann sich zu einem vorwiegenden Stützorgane des Körpers gestalten, so dass dadurch die Vordergliedmaasse, wenigstens für die Ortsbewegung auf dem Boden eine untergeordnetere Rolle spielt oder in dieser Richtung ganz ausser Function tritt. Dieses Verhältniss führt sich nach mancherlei bei fossilen Reptilien erkannten

Fig. 186. Schematische Darstellung der Differenzirung und der veränderten Axenrichtung der Gliedmaassen der Wirbelthiere. *A* Fisch. *B* Amphibium (die zum Vergleiche mit den Andern nothwendige Seitendarstellung gibt den Anschein einer Erhebung des Körpers, ebenso wie in der nächstfolgenden Figur. Ohne Oberarm und Oberschenkel in allzu bedeutender Verkürzung darzustellen, war eine andere Darstellung nicht ausführbar). *C* Reptil. *D* Säugethier. *a* Schultergürtel. *p* Beckengürtel.

vorbereitenden Stufen bei den Vögeln ein, deren Vordergliedmaasse unter den Carinaten die Bedeutung eines Flugorganes gewinnt.

So und noch in ausserordentlich vielen, hier keine Stelle der Berücksichtigung findenden Fällen äussert sich die Wechselbeziehung der Gliedmaassen zu einander und zeigt sich zugleich an jeder derselben der Einfluss der von äussern Bedingungen abhängigen Leistung, welcher stets die bezügliche Aenderung der Organisation der Gliedmaassen entspricht.

Integument.

§ 285.

Im primitiven Zustande erscheint als Körperhülle auch bei den Wirbelthieren eine Zellschichte, welche als äusseres Keimblatt — Ectoderm — aus den ersten Sonderungsvorgängen der den Keim darstellenden Körperanlage hervorgeht, und ausser den schon in den unteren Abtheilungen sich aus ihr differenzirenden Organen noch manche neue Einrichtung entstehen lässt. Mit der weiteren Entwicklung wird der Zellenschichte noch eine aus dem mittleren Keimblatte entstandene Bindegewebschichte zugetheilt, und beide zusammen repräsentiren nunmehr das Integument der Wirbelthiere, und sind gleichmässig am Aufbau und der Ausbildung verschiedenartiger Organe betheiligt.

Diesem Integumente (Cutis) kommen seiner Genese gemäss zwei Straten zu: ein oberflächliches, den Epithelialbildungen der Wirbellosen homologes als Oberhaut (Epidermis), welche der unmittelbare Abkömmling des Ectoderms ist, und eine tiefer liegende Bindegewebsschichte, die Lederhaut (Corium), die mit ihren tiefsten, lockeren Lagen das Unterhautbindegewebe vorstellt. Mittels Durchflechtung der Faserzüge wird der Lederhaut eine derbe Beschaffenheit. In ihr verbreiten sich die Blutgefässe, ebenso die Nerven der Haut, die mit mannichfaltigen Sinnesorganen und in den Drüsen endigen.

Häufig ist die Lederhaut der Sitz von Pigmenten, welche in verschieden gestalteten Zellen eingelagert sind. Sowohl an Dicke als in der feineren Textur bietet sie zahlreiche Verschiedenheiten. Von diesen ist eine lamellöse Schichtung in der Haut der Fische, Amphibien und Reptilien bemerkenswerth, wobei senkrechte Faserzüge die Schichten in regelmässigen Abständen durchsetzen. Als eigenthümliche Bildungen erscheinen warzenartige Erhebungen ihrer Oberfläche, die von niedrigen Hügelchen bis zu langen konischen oder auch fadenförmigen Fortsätzen variiren. Diese Hautpapillen werden in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere zum Ausgangspunct einer Reihe complicirterer Organe.

Contractile Formelemente (glatte Muskelfasern) finden sich gleichfalls in der Lederhaut bei Vögeln und Säugethieren vor. Eine andere Modification der Cutis geht durch Texturveränderung vor sich, indem

sich Theile derselben durch Verknöcherung in Hartgebilde umwandeln, entstehen in die Haut eingebettete Knochenplatten der verschiedensten Form und setzen ein Hautskelet zusammen. Endlich stehen mit der Cutis Drüsenorgane in Verbindung, die jedoch von der Epidermis her gebildet werden und deshalb den Epidermoïdalorganen beizuzählen sind.

§ 286.

Die Epidermis besteht aus mehrfachen Zellschichten, welche die Lederhaut mit allen ihren Erhebungen und Einsenkungen überkleiden. Als ein Erbstück aus niederen Zuständen tritt auch noch bei Wirbelthieren ein Wimperepithel auf, beschränkt sich aber auf Embryonalstadien bei Fischen, und kommt bei Amphibien nur im Larvenzustande an gewissen Körperstellen vor. Von den einzelnen Schichten erscheinen die unteren, der Lederhaut näher liegenden, als jüngere, welche in den oberflächlichen Schichten verloren gegangene Theile wiederersetzen. Die Zellen dieser tieferen Schichten bieten meist indifferente Formen dar, und lassen die aus ihnen zusammengesetzte Partie häufig, namentlich bei Säugethieren, von der oberen deutlich sich abgrenzen (Stratum Malpighii). In der Consistenz, der Verbindungsweise und der Form bieten die Epidermiszellen zahlreiche Verschiedenheiten. Pigmentführende Zellen sind, zuweilen von ansehnlicher Grösse zwischen den andern vertheilt. Durch die Bewegungserscheinungen ihres Protoplasma vermögen sie zuweilen einen Farbenwechsel zu verursachen, und scheinen als Chromatophoren bei Fischen wie bei Amphibien verbreitet zu sein. Bei den im Wasser lebenden Anamnia (Fische und Amphibien) ist die gesammte Epidermis locker, und die Weichheit ihrer Elemente verleiht der ganzen Schichte häufig eine gallertartige Beschaffenheit, so dass sie sogar lange Zeit für eine von Drüsen secernirte Schleimschichte gehalten ward.

Dem Zustande der Epidermis im Wasser lebender Wirbelthiere stellt sich ein anderer gegenüber, der in den höheren Abtheilungen auftretend durch Verhornung der Epidermiselemente charakterisirt ist. Dieselben bilden dann resistente Plättchen oder auch Fasern, die, ineinander geschoben, in verschiedenem Maasse abgegrenzte, feste Theile vorstellen. Der Verhornungsprocess betrifft immer nur die oberflächlichen Epidermisschichten, die tieferen bleiben auch hier indifferent. Mit stärkerer Verdickung der verhornten Schichten entstehen mannichfaltige Formationen von Platten, Höckern und schuppenartigen Gebilden, wie solche bei den Reptilien verbreitet sind. Die Lederhaut nimmt jedoch an diesen Gebilden Antheil, indem sie fast immer jenen Epidermisformationen entsprechende Erhebungen besitzt, die aus vergrösserten Papillen entstanden. Die Schuppen von Eidechsen und Schlangen sind somit Fortsätze der gesammten Cutis. Dieser verhornte Ueberzug hat sich bei den Vögeln nur an beschränkteren Körpertheilen erhalten, an

den Kiefern als Schnabelscheide, wie an den Füssen in Form von Tafeln, Plättchen, Höckern u. s. w. In Verbindung mit einem knöchernen Hautskelete finden sich grössere Hornplatten bei den Schildkröten wie unter den Säugethieren in einzelnen Familien der Edentaten (Dasypus, Manis, Chlamydophorus). Die in einzelnen Abtheilungen oder in noch engeren Kreisen vorkommenden Hornbildungen der Epidermis sind nicht direct auf die bei Reptilien bestehende Organisation zu beziehen, sie sind vielmehr immer nur aus Anpassungen an bestimmte äussere Verhältnisse hervorgegangen. Dagegen treffen wir an einzelnen Körperstellen Horngebilde der Epidermis, die bei ihrer grossen Verbreitung und Beständigkeit als vererbte Einrichtungen gelten müssen. Es sind die Nägel und Klauenbildungen an den Enden der Gliedmaassen. Schon bei den Amphibien (Salamander) finden sich Andeutungen hiefür; bei Reptilien und Vögeln erscheinen sie allgemein, selbst an einzelnen Fingern der zum Flugorgan verwendeten Hand der Vögel haben sich nicht selten solche Nägel erhalten. Durchgehend finden wir sie bei jenen Säugethieren, wo sie mit der bedeutenderen Ausbildung einzelner Finger oder Zehen in der Hufbildung eine voluminösere Entfaltung erlangen. Nur bei vollständiger Umwandlung der Extremitäten gehen diese Hornbedeckungen der Endphalangen verloren, wie an drei oder vier verlängerten Fingern der Hand der Fledermäuse oder an der Hand der Cetaceen.

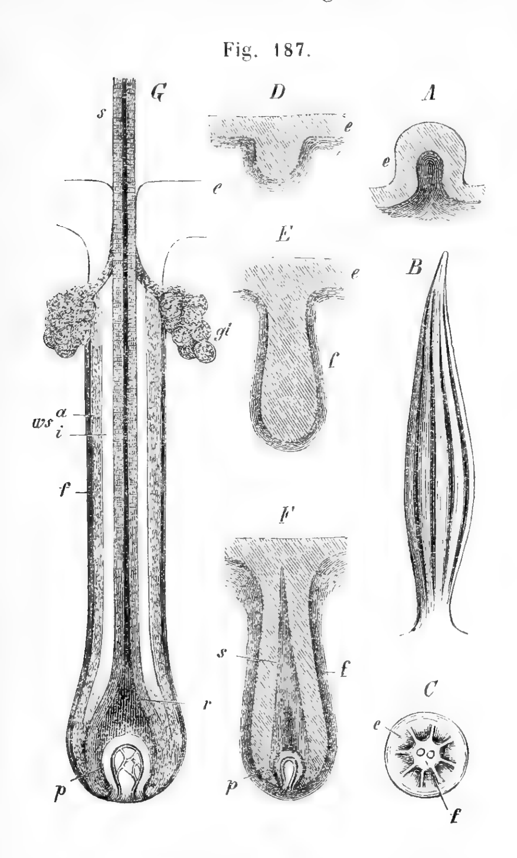
Epidermoïdalgebilde.

§ 287.

Ausser den vorhin erwähnten Horngebilden gehen noch andere Differenzirungen aus der Epidermis hervor, von denen Federn und Haare theils durch ihre Verbreitung in den beiden oberen Abtheilungen der Wirbelthiere, theils auch durch ihre eigenthümliche Erscheinung eine hervorragende Stelle einnehmen. Man pflegt beide als sehr nahe verwandte Bildungen anzusehen, da sie sowohl in ihren Beziehungen zur Haut als auch in äusserlichen Verhältnissen manches Uebereinstimmende bieten. Dennoch ergeben sie sich bei Beachtung der genetischen Verhältnisse als divergente Organe. Die erste Anlage für die Feder stellt einen höckerförmigen Vorsprung (Fig. 187. *A*) vor, jenen Erhebungen ähnlich, wie sie bei Reptilien verbreitet sind, so dass darin eine Anknüpfung an die mannichfaltigen Höcker- und Schuppenbildungen besteht. Jene Höcker wachsen in papillenförmige Fortsätze (*B*) aus (Federzotten) und diese erscheinen aus einer äusseren Epidermislage (*Ce*) und einer darunter befindlichen Papille (*f*) zusammengesetzt. Auch die Anordnung dieser ersten Federanlagen in bestimmt abgegrenzte Felder (Federfluren, Pterylien) verweist auf Verhältnisse, die bei den Reptilien in der An-

ordnung der grösseren und kleineren Schuppen bestehen. Die Feder ist in jenem einfachen Zustande somit ein blosser Fortsatz der Epidermis und der darunter liegenden Cutis. Die Einsenkung der die Cutispapille tragenden Federanlage in die Haut und die damit entstehende Bildung eines »Federfollikels« ist eine spätere Erscheinung, ebenso wie die Differenzirung der Feder in Schaft und Fahne. Diese Trennung erfolgt erst nach Abstossung einer aus der ersten Anlage stammenden Epidermisschichte (Federscheide). In den Formverhältnissen der Feder ergeben sich je nach der Ausbildung des Schaftes oder der Fahne zahlreiche unseren Zwecken fernerstehende Verschiedenheiten.

Fig. 187.



Die bei der Federentwickelung erst spät auftretende Bildung eines Follikels, der in die Cutis eingesenkt den als »Spule« bezeichneten Abschnitt des Schaftes der Feder und die in denselben sich verlängernde gefässreiche Papille umschliesst, charakterisirt das erste Auftreten des Haares, für welches eine papillenartige Epidermisverdickung ein sehr frühe und rasch vorübergehender Zustand ist. Vergleicht man die Entwickelung des Haares mit jener der Feder, so trifft man den ersten Zustand der Feder beim Haare nur angedeutet und in seiner Weiterbildung übersprungen; denn das Haar legt sich nicht in jener vorübergehenden Erhebung, sondern immer in einem von der Epidermis aus in die Cutis eingewucherten Follikel (vergl. Fig. 187. *D E F*) an,

Fig. 187. *A* Erste Anlage der Feder als papillenartige Erhebung. *e* Epidermisschichte. *B* Federzotte. *C* Querschnitt durch eine solche, wobei im Innern der Papille die Lumina einer durchschnittenen Gefässschlinge sichtbar sind. *e* Epidermisschichte. *f* Gefässhaltige Coriumschichte. *D* Erste Anlage des Haarfollikels. *e* Epidermispapille. *E* Weiter eingesenkter Haarfollikel. *F* Differenzirung desselben. *f* Faserhülle des Follikels. *s* Haaranlage. *p* Haarpapille. *G* Entwickelter Haarfollikel. *f* und *p* wie vorhin. *s* Haarschaft. *r* Haarwurzel. *a* Aeussere, *i* innere Wurzelscheide. *gl* Talgdrüsen.

in dessen Grund gleichfalls eine Cutispapille (*F. p*) sich erhebt. Aus der eingewucherten Epidermis differenziren sich sowohl der Schaft des Haares, an welchem die betreffenden Zellen einen Verhornungsprocess erleiden, als auch Theile des Follikels (die Wurzelscheiden Fig. 187. *G. i s a*). In der Regel bildet sich in jedem Follikel je ein einziges Haar, doch kommen auch Follikel mit Ausbuchtungen vor, welche Büschel von Haaren aussenden. Dieses Verhalten verknüpft sich mit dem ersteren dadurch, dass beim Haarwechsel die Anlage des jungen Haares in einer Wucherung des neuen Follikels entsteht.

Die verschiedenen Formen der Haare, mögen sie als Wollhaare oder Borsten oder Stacheln erscheinen, sind nur Modificationen eines und desselben Zustandes der ersten Anlage.

§ 288.

Der Epidermis gehören ferner die Drüsen der Haut an.

Die einfachsten Zustände ergeben sich bei den Fischen in Modificationen einzelner Zellen, deren Protoplasma in feine Körnchen sich sondert, die nach aussen entleert werden. Diese zwischen den andern Epidermiszellen vertheilten Schleimzellen — bei bestimmter Gestalt auch als Becherzellen erscheinend — stellen einzellige Drüsen vor. Sie finden sich auch noch bei Amphibien, bei denen bereits complicirtere Drüsenorgane verbreitet sind. Diese erscheinen als flaschenförmige über das ganze Integument verbreitete Schläuche, die in mehreren Formen unterscheidbar sind. In vielen Fällen erreichen sie eine bedeutende Grösse und bilden höckerförmige die Haut rauh oder warzig gestaltende Hervorragungen (z. B. bei Kröten und Salamandern). Bei denselben erscheinen grössere Massen von Hautdrüsen gehäuft und werden für bestimmte Körperstellen charakteristisch, wie z. B. die hinter dem Kopfe gelegenen sogenannten Parotiden.

In geringerem Grade sind Hautdrüsen bei Reptilien verbreitet. Bei den Eidechsen führen nur die sogenannten »Schenkelporen« in Drüsen, welche als zusammengesetzte Schläuche erscheinen, deren Secret aus erhärtenden Zellen bestehend das Lumen der Drüsen ausfüllt. Bei den Vögeln ist das Vorkommen von Hautdrüsen in hohem Grade beschränkt. Ein Aggregat von Drüsen stellt die besonders bei den Schwimmvögeln sehr ansehnliche Bürzeldrüse (Glandula uropygii) vor, deren Secret zum Einölen des Gefieders dient. Bei den Säugethieren scheiden sie sich in zwei scharf getrennte Gruppen: Schweiss- und Talgdrüsen, die vielfach mit den Haarfollikeln verbunden sind, indem nicht nur die Talgdrüsen fast regelmässig, sondern auch die Schweissdrüsen häufig ihre Ausführgänge in die Haarbälge einsenken. Beiderlei Drüsen sind mehr durch die anatomische Beschaffenheit als durch die Qualität des Secretes, welches nur für einzelne Fälle näher bekannt ist, zu unterscheiden, wie denn eine und dieselbe Drüsenform an verschiede-

nen Localitäten verschiedene Verrichtungen besorgt. Als Schweissdrüsen werden einfachere, terminal gewundene Schläuche bezeichnet, während die Talgdrüsen mehr gelappte Bildungen vorstellen. Häufig vereinigen sich mehrere derselben an einem Haarbalg, und können sogar im Verhältniss zu letzterem so ansehnlich entwickelt sein, dass der Haarbalg als ein Anhang der Drüse sich darstellt. Ausserordentlich zahlreiche Modificationen erleiden die Talgdrüsen in Form, Zahl, Grösse, wie auch in der Qualität des Secretes. Sehr verbreitet liefern beide Drüsenapparate specifische Riechstoffe verschiedener Art, die in der Oekonomie der Thiere eine bedeutende Rolle spielen. Einzelne besonders ausgebildete Hautdrüsengruppen sind folgende: die Kopfdrüsen der Antilopen, die Klauendrüsen, sowie die sogenannten Thränendrüsen der Wiederkäuer, die Seitendrüsen der Spitzmäuse; die Analdrüsen der Raubthiere, u. a. die besonders bei den Mustelinen sehr ausgebildet, am meisten bei den Viverren entwickelt sind, bei denen sie die Zibethdrüsen vorstellen; ferner die Leistendrüsen der Hasen, Cruraldrüse der männlichen Monotremen u. a. mehr.

§ 289.

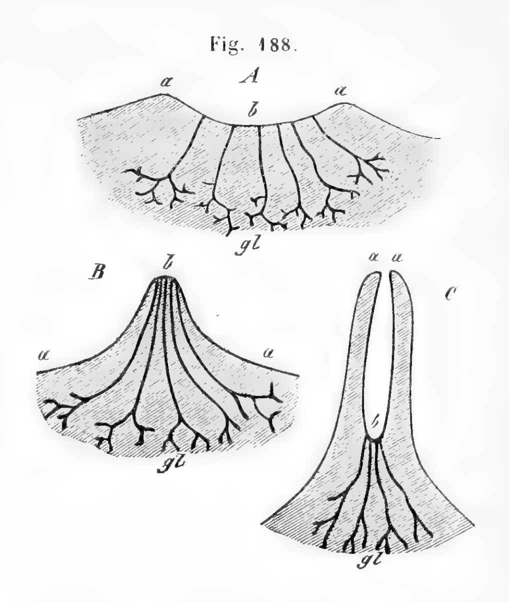
Die wichtigste Differenzirung von Hautdrüsen erfolgt bei allen Säugethieren in der Bildung von Milchdrüsen, die zur Geschlechtsfunction in Beziehung treten. Sie finden sich regelmässig an der ventralen Körperfläche meist in symmetrischer Lagerung. Jede »Milchdrüse« besteht aus einem Complexe einzelner Drüsenschläuche, die entweder getrennt bleiben, oder ihre Ausführgänge vereinigen.

Bei den Monotremen treten diese Organe noch wenig aus der Reihe anderer Hautdrüsen. Jede der beiden hier bestehenden »Milchdrüsen« wird durch eine Gruppe von Schläuchen gebildet, die einzeln die Haut durchsetzen. Das die Mündungen tragende Feld ist nur durch mangelnde Behaarung ausgezeichnet und liegt bei Ornithorhynchus in der Ebene des benachbarten Integumentes. Bei Echidna dagegen findet es sich in je einer taschenförmigen Einsenkung, die zur Aufnahme des Jungen zu dienen scheint.

Bei den übrigen Säugethieren treten in der Bildung der Zitzen besondere, wohl durch das Säugegeschäft allmählich ausgebildete Vorrichtungen auf, welche den Jungen eine günstigere Verbindung mit dem Milchdrüsenapparat gestatten, und zugleich jeden einzelnen Milchdrüsencomplex äusserlich unterscheidbar machen.

Für die Bildung der Zitzen ergeben sich zwei sehr verschiedene Zustände. Für beide erscheint vor der Entstehung der Zitze ein gleichmässiges indifferentes Stadium (Fig. 188. *A.*), indem ein ziemlich flaches Drüsenfeld (*b*) an seinem Boden die einzelnen in die Lederhaut wachsenden Drüsen aufweist, und durch eine ringförmige Erhebung (*a*) vom benachbarten Integumente sich abgränzt. Dieser Wall entspricht

der die taschenförmige Vertiefung bedingenden Hautfalte bei Echidna. Bei der Mehrzahl der Säugethiere besteht er nur vorübergehend, vielmehr flacht er sich frühzeitig ab und das Drüsenfeld erhebt sich in seiner die Drüsenmündungen tragenden Mitte (Fig. 188. *B*). Diese Erhebung stellt die Papille oder Zitze vor, auf deren Spitze stets eine Anzahl von Drüsengängen ausmündet. Die Deciduata bieten diesen Befund.



Die andere Einrichtung entsteht durch fortgesetzte Erhebung des Drüsenwalles, dessen Auswachsen das Drüsenfeld immer tiefer treten lässt, bis er schliesslich die Zitze selbst vorstellt. Auf dieser Pseudo-Zitze mündet dann ein einfacher Canal, der zum Drüsenfeld hinführt (Fig. 188. *C*). Dieses Verhalten ist bei einem Theile der Indeciduaten (Wiederkäuer, Pferd) beobachtet. Uebergangsformen zwischen beiden Befunden der Bildung der Zitze lassen sich bei Beutelthieren (Halmaturus), auch bei Nagern (Murina) wahrnehmen.

Die Zahl der durch die Zitzen unterscheidbaren Milchdrüsen ist für die einzelnen Abtheilungen verschieden. Sie entspricht im Allgemeinen der Zahl oder doch dem Maximum der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Sie schwankt selbst innerhalb einzelner Ordnungen: bei den Nagern von 2 (Cavia) bis 12, höchstens 14 (Dasyprocta); auch die Lagerung ist sehr verschieden. In der Regel bilden sie zwei Reihen, die bei grösserer Zahl von der Inguinal- bis zur Pectoralregion reichen (z. B. Carnivoren, Schweine). Bei manchen Didelphen sind sie kreisförmig am Abdomen angeordnet. Bei geringer Zahl nehmen sie entweder eine abdominale Stellung ein, wie bei manchen Didelphen, oder sie sind nur in der Leistengegend vorhanden (Einhufer, Wiederkäuer, Cetaceen), oder endlich sind sie auf die Pectoralregion beschränkt (Elephant, Sirenen, manche Halbaffen, Chiropteren und Primaten). Beim Vorkommen von mehr als einem Zitzenpaar werden häufig einige

Fig. 188. Schematische Darstellung der Zitzenbildungen auf senkrechten Schnitten. *A* Indifferenter Zustand bei fast ebenem Drüsenfelde. *B* Erhebung des Drüsenfeldes zur Zitze. *C* Erhebung des Drüsenfeldwalles zur Pseudozitze. *a* Wall des Drüsenfeldes. *b* Drüsenfeld. *gl* Drüsen.

Drüsen abortiv, so dass neben den ausgebildeten und functionsfähigen Drüsen, nicht fungirende, rückgebildete Organe bestehen, die durch die rudimentären Zitzen erkennbar sind. Aehnlicherweise rückgebildet ist der ganze Apparat bei den Männchen.

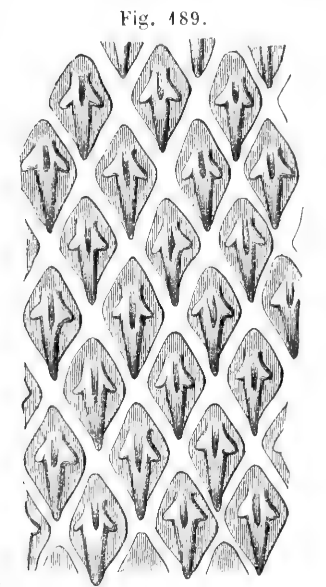
Als eine Anpassung des Integumentes an die durch Milchdrüsen geleistete Ernährung der Jungen sind die bei Beutelthieren bestehenden Hautduplicaturen hervorzuheben, durch welche ein die zitzentragende Fläche des Abdomens umschliessender Sack, das Marsupium, gebildet wird. Seine Ausbildung scheint zu dem Grade der Reife der neugeborenen Jungen im umgekehrten Verhältnisse zu stehen, was wiederum dem Ausbildungsgrade des Uterus entspricht.

Hautskelet.

§ 290.

Durch Erzeugung von Hartgebilden erhöht sich die Leistung des Integumentes als Schutzorgan für den Körper, und bei voluminöserer Gestaltung jener Theile kann es sogar einen äusseren Stützapparat, ein Hautskelet hervorgehen lassen. Die hier in Betracht kommenden Gebilde sind zwar in vielen Fällen bezüglich ihrer Genese nur unvollständig erkannt, allein sie dürfen doch alle den knöchernen Bildungen beigezählt werden, denen sie in den höheren Abtheilungen sogar vollständig entsprechen.

Fig. 189.



Den Ausgangspunkt für die mannichfachen Formen bieten die Selachier, von denen die Haie eigenthümliche, meist kleine Knochenplättchen dem Integumente eingefügt besitzen. Man unterscheidet an diesen »Placoïdschüppchen« eine der Lederhaut inserirte meist rhomboidal gestaltete Basis und einen darauf sich erhebenden meist in schräg gerichtete Spitzen auslaufenden Abschnitt, der von der Epidermis überkleidet wird (Fig. 189). An einzelnen Stellen, wie z. B. am Kopfe besitzen sie häufig eine gewölbte Oberfläche und liegen unregelmässig, indess sie am Rumpfe nicht selten in ganz regelmässigen schrägen Reihen sich vorfinden. Sie entstehen auf Papillen der Lederhaut, über welchen eine besondere von der Epidermis gelieferte Zellenschichte sich hinwegzieht, die auf dem vorspringenden Theil der Papille eine schmelzartige Schichte abscheidet, indess der Körper der

Fig. 189. Placoïde Schüppchen von Centrophorus calceus (schwache Vergrösserung).

Papille von der Spitze her ossificirt. Bei den Rochen sind diese Gebilde entweder ganz verloren gegangen (Zitterrochen) oder sie werden durch grössere Gebilde vertreten, die in Form von Stacheln oder grösseren Knochenzähnen gehäuft oder vereinzelt vorkommen (Stachelrochen).

Die Placoïdschüppchen der Haie sind bei den Ganoïden ziemlich allgemein in grössere Knochenplatten umgewandelt, die bei den Rhombiferen am Körper nicht nur die gleiche Anordnung, sondern auch einen im wesentlichen übereinstimmenden feineren Bau besitzen. Grössere Knochentafeln mit kleineren wechselnd finden sich bei den Stören. Sie besitzen meist noch vollständig die Rhombenform, die bei einem anderen Theile der Ganoïden — den Cycliferen — verloren ging und diese an die Teleostier sich anschliessen lässt. Obwohl die meist flachen und dünnen Schuppen der letztern von den Ganoïdschuppen ableitbar sind, erscheinen sie doch durch mancherlei verschieden, und repräsentiren ein durch die Mannichfaltigkeit der Formen charakterisirtes Auslaufen des bei den Ganoïden bestehenden, von den Selachiern her ableitbaren Typus. Meist stellen sie scheibenförmige Plättchen dar, die theilweise in eine Tasche der Lederhaut eingefügt, theilweise frei unter der, wie auch bei Ganoïden und Selachiern häufig verlorengehenden Epidermis liegen. Dieser letztere Theil der Schuppe bietet in einer Abtheilung der Teleostier kleine stachlige Fortsätze (Ctenoïdschuppen).

Bei vielen Teleostiern erleidet die Beschuppung eine Rückbildung, die zu einem gänzlichen Schwinden führen kann. Andererseits entstehen wieder von der Schuppenbildung sehr weit abliegende knöcherne Theile, wie die Platten und Stacheln der Plectognathen, bei denen es unter festerer Verbindung der Platten zu einer zusammenhängenden Panzerbildung kommen kann (Ostracion, Lophobranchier).

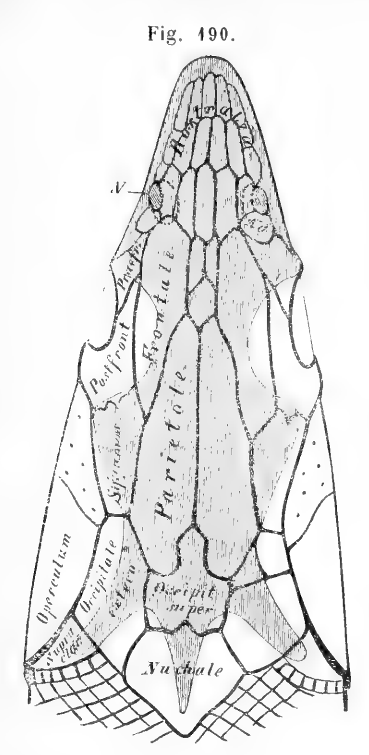
Von den Schuppen verschiedene, aber doch vielleicht von ihnen ableitbare Stücke erscheinen in dem die Gliedmaassen überziehenden Integumente bei Ganoïden und Teleostiern. In Compensation des im Vergleiche zu den Selachiern rückgebildeten inneren Skeletes der Gliedmaassen sind im Integumente gleichartig aneinander gereihte Knochenstückchen entstanden, welche reiche, terminal oft mehrfach dichotomisch verzweigte Strahlen zusammensetzen und dann einen Stützapparat der Flossen bilden (Secundäres Flossenskelet). Häufig ist der den Vorderrand der Flosse einnehmende Strahl massiver, oder stellt einen mächtigen, sogar mit dem innern Skelete verbundenen Stachelstrahl vor, der nicht blos die übrigen Radien überwiegen, sondern auch, wie bei den Panzerwelsen sogar die gesammte Brustflosse repräsentiren kann.

§ 291.

Von besonderer Wichtigkeit werden die Ossifikationen des Integumentes an jenen Körperstellen, wo Theile des inneren Skeletes an die

Oberfläche treten. Den Knorpeloberflächen des inneren Skeletes lagern sich daselbst Ossificationen auf, welche ganz wie Knochentafeln an anderen Stellen der Körperoberfläche in der Haut entstehen. Solche Knochen bilden sich bei den Selachiern an den Stützknorpeln der Rückenflossen, wo sie im vordersten Knorpel jeder Flosse auftretend zu stachligen Bildungen auswachsen (Dornhaie), die in ähnlicher Weise auch bei Rochen vorkommen. Während diesen Bildungen eine nur auf eine Abtheilung der Fische beschränkte Bedeutung zukommt, besitzen andere einen höheren Werth: es sind unter bestimmter Anordnung erscheinende Knochenplatten, die besonders am Kopfe mit Beständigkeit auftreten und dort die Anfänge des knöchernen Schädels, zunächst des Schädeldaches vorstellen (vergl. Fig. 190). Diese Hautknochen gehen durch Vererbung auf alle mit knöchernem Schädel versehenen Wirbelthiere über und verbinden sich mit später selbständig am Knorpelschädel auftretenden Ossificationen. So trifft es sich zuerst bei den Stören. Neben den grossen Knochentafeln, die theilweise schon bei den Teleostiern ihre oberflächliche Lagerung einbüssen, finden sich zahlreiche kleinere vor, von denen der grösste Theil nicht typisch wird und schwindet. Die specielleren Verhältnisse werden wegen dieser Beziehungen zum inneren Skelete bei letzterem auseinandergesetzt werden. Uebrigens sind es nicht Schädelknochen allein, welche aus Ossificationen des Integumentes hervorgehen, auch andere Skelettheile (z. B. die Clavicula) besitzen einen ähnlichen Ursprung.

Fig. 190.



§ 292.

Hautknochengebilde treffen wir auch in den höheren Classen; für die Amphibien sind die fossilen Archegosaurier anzuführen, bei denen Hautknochen in Gestalt von schildförmigen Tafeln verbreitet

Fig. 190. Kopf von *Acipenser sturio* von oben. Das knorpelige Cranium ist durch den schraffirten Theil der Figur angegeben, welchem die integumentären Knochenschilder in Umrissen aufgezeichnet sind.

waren. Auch hier scheinen die Beziehungen zu den Deckknochen des Schädels noch fortzubestehen, indem sich an letzteren dieselben Sculpturen wie an den Rumpfschildern vorfinden. Nur in ganz rudimentärer Form finden wir solche Hautknochen vereinzelt bei lebenden Amphibien: Ceratophrys, Brachycephalus. Bei ersterer liegt ein Knochenschild in der Haut des Rückens, bei letzterer Gattung sind drei mit mehreren Wirbeln verbunden. Ganz ausserhalb der Reihe dieser Gebilde stehen die unter den Cöcilien ziemlich allgemein verbreiteten knöchernen Schuppen, die in taschenartige Vertiefungen eingesenkt sind.

Ausgedehnter sind sie bei Reptilien vorhanden, die sich hierdurch dem alten Amphibienstamme nähern. Bei den fossilen Teleosauriern wie bei den lebenden Crocodilen stellen über das ganze Integument verbreitete Hautknochen eine Art Panzer vor und auch bei manchen Eidechsen (Scincoïden) finden sich aneinanderschliessende knöcherne Platten im Integumente in allgemeiner Verbreitung. Solche Hautossificationen bilden bei den Schildkröten durch ihre Verbindung mit inneren Skelettheilen eine einseitig entwickelte aber sehr vollständige Form des Hautskelets, sowohl an der dorsalen Fläche des Körpers als Rückenschild, wie an der ventralen als Bauchschild (Plastron). Am Rückenschilde ist eine mediane Reihe von Knochenplatten aus den verbreiterten Wirbeldornen entstanden. Lateral folgen grössere mit rippenartigen Gebilden in verschiedenem Maasse verschmolzene Platten, wozu noch rings um den Rand des Schildes besondere Marginalplatten kommen. Diese fehlen bei Trionyx. Am Plastron sind meist 4 paarige und ein unpaares Stück unterscheidbar. In der Verbindungsweise der einzelnen Stücke des Rücken- und des Bauchschildes sowohl unter einander als (bei ersterem) mit inneren Skelettheilen ergibt sich für die Familien der Schildkröten eine fast continuirliche Stufenfolge.

Während die bei allen Reptilien bestehenden Hautknochen wahrscheinlich als eine Fortsetzung des Knochenpanzers der Fische gelten dürfen, müssen wir die in einigen Abtheilungen der Säugethiere (Edentaten) vorkommenden Ossificationen als selbständige aus Anpassungen hervorgegangene Einrichtungen beurtheilen. Schon aus dem Umstande, dass dieser Panzer sich auch über den Kopf fortsetzt, während bis zu den Reptilien die Bepanzerung des Schädels mit der Deckknochenbildung auf dem Primordialcranium zusammenfällt, geht hervor, dass hier die Integumentbildung ursprünglich mit jener der übrigen Säugethiere im Allgemeinen gleichartig war, und dass erst secundär Knochenplatten sich bildeten.

Inneres Skelet.

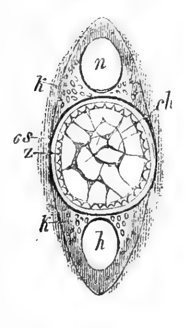
§ 293.

Von viel grösserer Bedeutung als die vom Integumente gelieferten Skelet-Gebilde ist das innere Skelet theils wegen seines höheren functionellen Werthes, theils wegen des typischen Verhaltens, welches

sich in bestimmten, allgemein im Wirbelthierstamm vererbten Einrichtungen zu erkennen gibt. Von Seite der Wirbellosen bieten nur die Tunicaten (vergl. oben S. 144) Anknüpfungspuncte an die niederste Skeletform der Wirbelthiere, indess alle übrigen inneren Stützvorrichtungen, wenn sie auch geweblich mit der Skeletsubstanz der Wirbelthiere übereinkommen, bei letzteren keine Spur von Homologie mit den Skeleten der Wirbellosen besitzen.

Als erster Zustand erscheint das innere Skelet in Form eines die Länge des Körpers durchziehenden stabförmigen Gebildes, in einfachster Weise aus indifferenten Zellen zusammengesetzt und umgeben von einer aus Abscheidung dieser Zellen hervorgegangenen Hülle, die demnach eine Cuticularbildung ist. Wir bezeichnen diesen primitiven Stützapparat des Wirbelthierkörpers als Rückensaite (Chorda dorsalis, Notochord), die von ihr gebildete Hülle als Chordascheide (*cs*).


Fig. 191.



Die erste Anlage der Chorda findet unmittelbar unter dem centralen Nervensysteme statt, und scheint wie dieses aus dem äusseren Keimblatte (Ectoderm) gesondert, welches also auch noch bei den Wirbelthieren an der Bildung der Stützorgane betheiligt ist. Das einheitliche, jeder Gliederung entbehrende Verhalten der Chorda spricht für die Abstammung dieses Organes aus einem ungegliederten Zustande des Organismus, womit auch sein frühzeitiges Auftreten harmonirt.

Die Chorda besitzt constante Lagerungsbeziehungen zu den wichtigsten übrigen Organen. Ueber ihr liegt das centrale Nervensystem, unter ihr findet sich die Leibeshöhle, in welcher der Nahrungscanal und die mit ihm zusammenhängenden Nebenapparate eingebettet sind. Ebenso hat das Blutgefässsystem mit seinen Hauptstämmen unterhalb der Chorda Platz genommen. Zur Umschliessung des bezeichneten dorsalen und ventralen Raumes erstrecken sich von dem die Chorda umgebenden Bindegewebe aus Fortsätze um beide Räume und senken sich zugleich in die Körpermuskulatur ein, die dadurch in eine Anzahl hinter einander liegender Abschnitte getheilt wird.

Der niedere Zustand des durch die Chorda repräsentirten Axenskelets bleibt bei den Leptocardiern bestehen, eigenthümliche gewebliche Modificationen aufweisend, bei allen übrigen Wirbelthieren erscheint er nur in den ersten Entwickelungsstadien, und wird durch neue Differenzirungen modificirt. Solche treten zunächst an der Chorda

Fig. 191. Senkrechter Durchschnitt durch die Caudalregion des primitiven Axenskelets eines Embryo von Salmo salar, zur Erläuterung der Beziehung der skeletbildenden Schichte zur Chorda (*ch*) und deren Scheide (*cs*). *z* Aeusserste epithelartige Schichte des Chordagewebes. *n* Rückgratcanal. *h* Caudalcanal. *k* Knorpel in den oberen und unteren Bogen.

selbst, und dann in dem diese umgebenden Gewebe auf, welches man wegen seiner Beziehungen zum späteren Skelete als »skeletogene Schichte« oder als »skeletbildendes Gewebe« bezeichnet. Von der ersteren sind Veränderungen der Chordazellen und der Chordascheide hervorzuheben. Die Chordazellen stellen ein dem Knorpel ähnliches Gewebe dar, und die Chordascheide gewinnt durch Verdickungen ihrer Schichten eine selbständigere Bedeutung für die Stützfunction.

§ 294.

Durch gewebliche Differenzirung der aus dem mittleren Keimblatte (Mesoderm) stammenden skeletogenen Schichte entsteht um die Chorda Knorpelgewebe (Fig. 191. *k*) und damit tritt die vorher nur angedeutete Gliederung des Axenskelets in einzelne als Wirbel bezeichnete Abschnitte auf, welche als der am Axenskelete erscheinende Ausdruck einer Metamerenbildung des Gesammtkörpers sich darstellen und durch ihre Reihenfolge die Wirbelsäule bilden. An jedem Wirbel unterscheiden wir den die Chorda umschliessenden Abschnitt als Körper und mittelbar oder unmittelbar davon ausgehende, den dorsalen und ventralen Binnenraum des Leibes umschliessende Spangenstücke als Bogen. Die letzteren unterscheiden wir nach ihren Beziehungen zu jenen beiden Räumen als obere und untere Bogen.

Mit der Gliederung des Axenskeletes in eine Wirbelsäule geht bei den Cranioten am vordersten Abschnitte ein bestimmt abgegrenztes Stück nicht in einzelne discrete Wirbelsegmente über. Dieser Abschnitt umschliesst den vordersten Theil des primitiven Rückgratcanals und das in demselben gelagerte aus Differenzirung des vordersten Abschnittes des centralen Nervensystems hervorgegangene Gehirn und besitzt eingebettet oder angelagert die höheren Sinnesorgane: Riech-, Seh- und Hörorgane.

Daraus entsteht das primitive Cranium, mit dem ein unteres Bogensystem in Verbindung steht, welches den vordersten als Athmungsorgan fungirenden Abschnitt des Tractus intestinalis umschliessend als Kiemen- oder Visceralskelet unterschieden wird. Cranium und Visceralskelet bilden zusammen das Skelet des Kopfes, welches den vordersten Abschnitt des gesammten Skelets vorstellt. Die an das Kopfskelet sich anschliessenden übrigen Skeletbildungen werden durch die mehr oder minder gleichartig bis zum Schwanzende des Körpers verlaufende Wirbelsäule repräsentirt, deren obere Bogen in inniger Verbindung mit den Körpern fortbestehen, indess die unteren Bogen neue Sonderungen eingehen. Auf der die Leibeshöhle umschliessenden Strecke gliedern sich die unteren Bogen an ihrer Verbindung mit dem Wirbelkörper zu besondern beweglichen Spangen ab, welche die Rippen vorstellen.

Dazu kommen endlich noch **Skelettheile der Gliedmaassen**, die durch besondere Apparate, den Brust- und den Beckengürtel, dem Rumpfskelete sich verbinden. Ob diese wirkliche Neubildungen oder nur besondere Differenzirungen bereits im Rumpfskelete gelegener Elemente sind, kann gegenwärtig noch nicht festgestellt werden.

Der knorpelige Zustand des primitiven Skeletes wiederholt sich zwar allgemein auch in den höheren Abtheilungen, spielt aber hier nur eine vorübergehende Rolle, indem Knochengewebe an seine Stelle tritt. Aber auch bei den knöchernen Skelettheilen kommt für gewisse Wachsthumsverhältnisse dem Knorpel noch eine grosse Bedeutung zu, z. B. beim Längewachsthum. Von Belang ist auch eine durch Kalkeinlagerung bedingte Modification des Knorpels, welche nicht blos der Ossiciation knorpelig angelegter Skelettheile vorausgeht, sondern auch, als meist oberflächliche Verkalkung an den Knorpelskeleten niederer Wirbelthiere (Selachier) eine definitive Einrichtung bildet.

Wirbelsäule.

§ 295.

Die Trennung des Rückgrates in Schädel und Wirbelsäule hat sich bei den Leptocardiern noch nicht vollzogen; das gesammte Axenskelet ist gleichartig. Bei den höhern Wirbelthieren — Cranioten — ist die Scheidung eingetreten. Die niedersten Verhältnisse des Rückgrates bieten Cyclostomen, deren weiterentwickelte Chorda sammt ihrer Scheide den Haupttheil der Wirbelsäule repräsentirt. Um die Chordascheide findet sich knorpelartiges Gewebe, welches sich sowohl in seitliche Leisten, als auch in die Wand des dorsalen Canals fortsetzt. Dieses Gewebe ist eine Differenzirung der continuirlichen skeletogenen Schichte und darf nicht mit den die Wirbelsegmente begründenden Knorpeln zusammengeworfen werden. Somit besteht hier, streng genommen, noch keine Trennung des Rückgrates in einzelne Wirbel, nur Spuren hiervon finden sich bei Petromyzon, bei welchem die Wand des dorsalen Canals am vorderen Abschnitte einzelne, oberen Bogen entsprechende Knorpelstücke umschliesst, wie bei demselben auch Andeutungen unterer Bogen vorkommen.

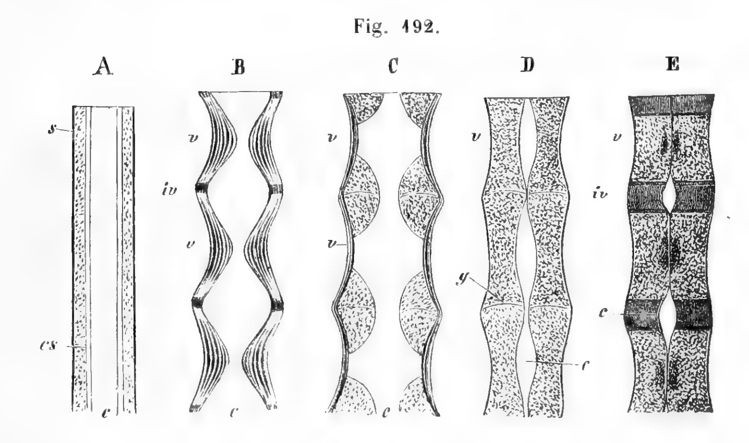
Auch bei den Chimären und den Dipnoï persistirt die Chorda in ihrem ursprünglichen Verhalten. Bei den Chimären bilden ringförmige Verkalkungen der ansehnlichen Chordascheide die Andeutung einer Segmentirung des Chordarohrs, allein sie entsprechen keineswegs Wirbelsegmenten, da sie in viel grösserer Anzahl als letztere vorkommen. Diese werden nur durch der Chordascheide aufgesetzte Bogenstücke vorgestellt, welche am vordersten Abschnitte die Chorda umwachsen, und auch unter sich verschmolzen, ein grösseres einheitliches Stück an der Wirbelsäule hervorgehen lassen.

Bei den Dipnoï bildet sich um die primitive Chordascheide noch ein besonderes, aus der skeletogenen Schichte hervorgegangenes Rohr, welchem die knorpeligen, oberflächliche Ossificationen zeigenden Bogenstücke aufgesetzt sind.

In hohem Grade weiter ausgebildet erscheint das Axenskelet der Selachier. Um die Chorda treten die Anlagen oberer und unterer Knorpelbogen auf, welche die Chorda umwachsen, und damit knorpelige, zuerst einfach ringförmig gestaltete Wirbelkörper herstellen. Der die Chorda direct umschliessende Theil des Knorpels sondert sich von dem peripherischen in die Bogen sich fortsetzenden, und repräsentirt damit ähnlich wie bei den Dipnoï eine Art von knorpeliger Chordascheide (skeletogene Chordascheide), welche der primitiven angelagert ist.

Bedeutende Verschiedenheiten im Baue der Wirbelsäule der Sela-

Fig. 192.



chier gehen aus der Art des Wachsthums der Chorda und ihrer Scheide hervor. Bei an allen Theilen gleichmässigem Wachsthum stellt die Chorda beständig ein cylindrisches Rohr vor, an welchem die Wirbel nur durch die Bogenstücke und die ringförmigen Abschnitte der skeletogenen Scheide angedeutet sind. Im anderen Falle beginnt meist

Fig. 192. Schematische Darstellung der Veränderungen der Chorda durch die skeletbildende Schichte. (Längendurchschnitt.) *c* Chorda. *cs* Chordascheide. *s* Skeletbildende Schichte. *v* Wirbelkörper. *iv* Intervertebrale Partie. *g* Intervertebrale Gelenkbildung.

A Gleichmässig entwickeltes Chordarohr mit skeletbildender Schichte (Fische.)

B Wirbelsäule mit intervertebralem Wachsthum der Chorda. Bildung biconcaver Wirbelkörper (Fische).

C Intervertebrale Einschnürung der Chorda durch Knorpel, mit Erhaltung eines vertebralen Chordarestes (Amphibien).

D Intervertebrale Einschnürung der Chorda (Reptilien, Vögel).

E Vertebrale Einschnürung der Chorda mit Erhaltung eines intervertebralen Restes (Säugethiere).

schon sehr frühzeitig ein intervertebrales Wachsthum der Chorda (Fig. 192. *B*), welche da, wo mit der Entstehung der Bogenstücke der Wirbel (*v*) sich zuerst um die Chorda angelegt hat, auf dem früheren Umfange bestehen bleibt. Aus diesem Verhalten geben ähnlich wie in *B* dargestellt, biconcave Wirbelkörper hervor, deren Vertiefungen von der intervertebralen Chorda ausgefüllt werden. Hierdurch sind zugleich die für den Bau der Wirbel fast aller übrigen Fische maassgebenden Verhältnisse angebahnt. Untergeordnete Modificationen bildet bei den Selachiern Knorpelverkalkung, die in mannichfaltiger Weise im Innern der Wirbelkörper erscheint.

§ 296.

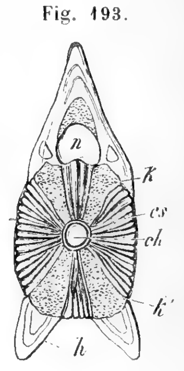
Bei den Ganoïden schliessen die niedersten der sehr mannichfachen Zustände der Wirbelsäule an die einfachste Organisation der Selachier sich an. Ausser den oberen mit den Wirbelkörpern zusammenhängenden Bogen betheiligen sich bei den Stören wie bei Selachiern und Chimären noch besondere Schaltknorpel.

Die Chordascheide bildet bei den Stören bedeutend verdickt ein ansehnliches Rohr, an welchem eine Scheidung in Wirbel nur durch die aufsitzenden Bogenstücke angedeutet wird. Einige der letzteren stellen am vorderen Rumpftheile der Wirbelsäule einen zusammenhängenden, sogar mit dem Schädel verbundenen Abschnitt vor. Von dieser niedersten Form wird die Wirbelsäule der übrigen Ganoïden durch eine weitere Kluft getrennt. Bei Amia sitzen ursprünglich gleichfalls getrennte knorpelige Bogenstücke der Chorda auf. Diese wird aber sammt den Bogen von einer Knochenschichte umwachsen, woraus nicht blos knöchere Bogen, sondern auch knöcherne Wirbelkörper hervorgehen. Wie bei den Selachiern, kommen biconcave Wirbelkörper durch intervertebrales Wachsthum der Chorda zu Stande. In ähnlichem Verhalten erscheinen die Wirbel von Polypterus, während aber bei Amia an den Verbindungsstellen der Bogen mit dem Körper ein Rest des primitiven Knorpels sich erhält, gehen die Knochenschichten bei Polypterus vom Wirbelkörper auf die Bogenstücke über.

Am meisten verschieden zeigt sich Lepidosteus, bei welchem nicht nur ein die Bogen aussendender Knorpelbeleg um die Chorda besteht, sondern auch intervertebrale Einschnürungen der letzteren zu Stande bringt. Die Chorda erhält sich auf diese Weise im Innern des Wirbelkörpers (vertebral) länger als intervertebral, an welch' letzterem Orte eine Gelenkfläche sich bildet, so dass die opisthocölen Wirbelkörper mit einander articuliren. Hierin bietet sich ein Anschluss an die Amphibien (Salamandrinen), doch geht der vertebrale Chordarest später verloren und durch Verknöcherung des Knorpels bildet sich ein knöcherner, mit den oberen Bogen continuirlich verbundener Wirbelkörper aus.

An der Wirbelsäule der Teleostier spielt das Knorpelgewebe eine untergeordnete Rolle und nur in seltenen Fällen wird der primordiale Wirbelkörper von ihm gebildet, so dass im Vergleiche mit den Ganoïden, eine Reduction der knorpeligen Anlage charakteristisch wird. Diese Reduction ist als eine allmähliche nachweisbar und sogar an einer und derselben Wirbelsäule lässt sich die von vorne nach hinten vor sich gehende Abnahme der Knorpelanlage in gewissen Entwickelungsstadien erkennen. In der Regel erscheint an der Chorda die Anlage von vier, oberen und unteren Bogen zugehörigen Knorpelstücken, die sich jedoch in verschiedenem Maasse an der Bogenbildung betheiligen. Nur selten werden vollständige obere Bogen durch sie hergestellt. Mit dem Auftreten von Knochensubstanz werden diese Knorpel meist ins Innere des Wirbelkörpers eingeschlossen und stellen dann auf senkrechtem Querschnitte ein schräg stehendes Knorpelkreuz vor (vergl. Fig. 193. *k k'*), dessen Schenkel gegen die knöchernen Bogen gerichtet sind. Immer findet sich intervertebrales Wachsthum der Chorda, wodurch der Wirbelkörper eine biconcave Gestalt empfängt.

Fig. 193.



§ 297.

Die Wirbelsäule der Fische bietet nur eine vordere, dem Rumpfe entsprechende, und eine hintere oder Schwanzregion dar. Beide sind durch das verschiedene Verhalten der untern Wirbelfortsätze ausgezeichnet, während die oberen Bogen in Verbindung mit der Wirbelsäule ihr gleichartiges Verhalten beibehalten, und meist durch mediane Erhebungen, Dornfortsätze, ausgezeichnet sind. Die untern Bogen sind am Rumpftheile in Rippen, und meist auch noch in diese tragende Stücke, Querfortsätze (Parapophysen) gegliedert, die am Schwanztheile bei Selachiern und Ganoïden noch auf indifferenter Stufe stehend mit dem Wirbelkörper continuirlich verbundene Theile vorstellen, und wie die oberen Bogen in Dornfortsätze auslaufen.

Bei den Teleostiern gehen die rippentragenden Querfortsätze (Parapophysen) unter allmählicher Convergenz am Caudalabschnitte der Wirbelsäule in untere Bogenbildungen über und umschliessen den Caudalcanal.

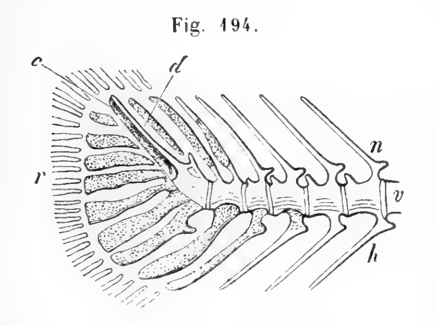
Das Ende der Schwanzwirbelsäule, welche bei den Cyclostomen

Fig. 193. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von **Esox lucius**. *ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *k k'* Arme des Knorpelkreuzes, davon *k* den oberen, *k'* den unteren Bogenanlagen entspricht. *h* Knöcherner unterer Bogen. *n* Rückgratcanal, darüber gleichfalls Knorpel als Rest einer medianen Verbindung der oberen Bogen.

wie bei den Dipnoï, bei Polypterus und vielen Teleostiern unter gleichmässiger Verjüngung ausläuft, zeigt bei den meisten Fischen bedeutende aus der Entfaltung der Schwanzflosse erklärbare Modificationen. Diese betreffen zunächst die unteren Bogenstücke, welche bei den Haien in terminal bedeutend verbreiterte Dornfortsätze auslaufen, denen die vorzüglich ventral entwickelte Schwanzflosse angeheftet ist. Während dieses Schwanzskelet bei den meisten Rochen wie bei Chimären sich rückbildet, geht es schon bei manchen Haien, mehr aber noch bei Ganoïden (Störe) eine sehr ungleiche Differenzirung ein. Die mächtigere Ausbildung der unteren Dornfortsätze ist nämlich von einer Rückbildung der obern Dornfortsätze wie der oberen Bogen der letzten Caudalwirbel begleitet, woraus eine Aufwärtskrümmung des Caudalendes der Wirbelsäule resultirt. Der bei den Haien untere Lappen der Schwanzflosse empfängt damit eine terminale Stellung.

Bei den übrigen Ganoïden tritt noch eine Verkümmerung des Axentheiles der Wirbelsäule hinzu, indem eine Anzahl der letzten Wirbelkörper mit ihren oberen Bogen sich unvollständig oder gar nicht mehr entwickelt, indess deren untere Bogenstücke erhalten bleiben, muss die Aufwärtskrümmung nicht nur fortbestehen, sondern sie wird in demselben Maasse sich steigern, als Zahl und Volumsentfaltung der unteren Bogenstücke über die oberen das Uebergewicht gewinnt. Dieser Zustand erscheint auf viele Teleostier vererbt (Fig. 194) und setzt sich hier noch weiter fort, indem eine grössere Anzahl von Wirbelkörpern sich rückbildet, und nur noch durch untere Bogenstücke vertreten wird (Physostomen).

Fig. 194.



Endlich verschwinden die Wirbel völlig und die ansehnliche senkrechte Platten vorstellenden Reste der unteren Bogen des Schwanztheiles verbinden sich, meist auch in der Zahl reducirt, mit einem einzigen das Ende der Wirbelsäule darstellenden Wirbel, von dem ein aufwärts gerichteter griffelförmiger Fortsatz (Urostyl) das Ende der Chorda aufnimmt. Für diese weitere Reduction liefern die Acanthopteri viele Beispiele, bei denen das allmähliche Schwinden der unteren Bogen und das schliessliche Aufgeben der letzteren in eine dem letzten Wirbel angefügte senkrechte Knochenplatte in verschiedenen Stadien nachgewiesen werden kann.

Fig. 194. Ende der Schwanzwirbelsäule eines jungen Cyprinoiden. *v* Wirbelkörper. *n* Obere, *h* untere Bogen (die knorpeligen Theile sind durch Punctirung ausgezeichnet). *c* Ende der Chorda. *d* Deckende Knochenlamelle. *r* Knochen-Strahlen der Schwanzflosse nur theilweise dargestellt.

§ 298.

Bei den Amphibienwirbeln umwächst die knorpelige Anlage die Chorda, und bildet durch intervertebrale Wucherungen Einschnürungen der Chorda (Fig. 192. *C*), die bei vielen an diesen Stellen endlich zerstört wird. Bei den Anuren persistirt die Chorda zwischen den intervertebralen, zu Grunde gegangenen Abschnitten, somit in Mitte des Wirbelkörpers, wovon nur jene eine Ausnahme bilden, deren Wirbelkörper sich auf der Chorda entwickeln, so dass die letztere nicht in die Wirbel eingeschlossen, allmählich völlig sich rückbildet (Hyla, Bombinator, Pelobates etc.). Aus dem intervertebralen Knorpel gehen mit dem Auftreten von Gelenkflächen zwischen den Wirbelkörpern die Gelenkenden der letzteren hervor. Nur unvollständig sind diese Intervertebralgelenke bei den Urodelen, deren Wirbelkörper bei den Salamandrinen eine procöle Form besitzen wie auch bei Pipa unter den Anuren.

Bei den Derotremen und Perennibranchiaten erhält der intervertebrale Knorpel nur eine geringe Entwickelung, so dass die Chorda von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird. Sie erhält sich damit in der ganzen Länge der Wirbelsäule und bietet abwechselnd eingeschnürte und erweiterte Stellen dar z. B. bei Menobranchus, Siredon, Menopoma. Bei den letzteren tritt die Betheiligung des Knorpels am Aufbau der Wirbel beträchtlich zurück und es lässt sich eine bei den Salamandrinen beginnende bis zu Proteus hinführende Reihe nachweisen, in welcher der Intervertebralknorpel allmählich rückgebildet wird. In demselben Maasse als diese Rückbildung stattfindet, wird der Wirbel ähnlich wie bei den Knochenfischen durch Ablagerungen von knöchernen Schichten dargestellt, so dass er nur in geringem Maasse knorpelig angelegt ist. Bildet der intervertebrale Knorpel nur eine schmale Zone, so lagern die Knochenschichten des Wirbelkörpers unmittelbar der Chorda auf, welche Erscheinung, so sehr sie auch an ihrem Endpuncte durch das, biconcave Wirbelkörper herstellende intervertebrale Chordawachsthum an den gleichen Vorgang bei Knochenfischen erinnert, doch nicht von diesen her abzuleiten ist. Sie erweist sich vielmehr als eine Rückbildung, und die mit knorpeligen Wirbelanlagen ausgestatteten Anuren besitzen den primitiven Zustand viel vollständiger, wenn man erwägt, dass solche Verhältnisse bereits

Fig. 195.

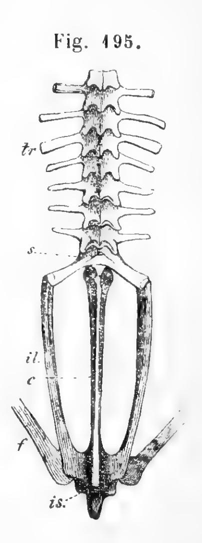


Fig. 195. Wirbelsäule und Becken des Frosches. *tr* Querfortsätze der Wirbel. *s* Sacralwirbel. *c* Steissbein. *il* Ilium. *is* Scham-Sitzbein. *f* Femur.

bei den Ganoïden (Lepidosteus) vorkommen, und die knorpelige Wirbelanlage ein schon bei Selachiern verbreitetes Verhältniss ist.

Die Verkümmerung des hinteren Endes der Wirbelsäule bei den Anuren lässt eine geringe Wirbelzahl zur Entwickelung kommen. Mit dem Verschwinden des Schwanzes bildet sich dann aus einigen Wirbelanlagen ein langes, dolchförmiges, gewöhnlich als Steissbein bezeichnetes Knochenstück (Fig. 195. *c*), so dass mit diesem höchstens zehn Wirbelsegmente unterscheidbar sind. In viel grösserer Zahl erscheinen sie bei den Urodelen: bei Amphiuma bis über 100, Menopoma 48, Salamandra 42, und bei den Cöcilien gegen 230.

Von den Fortsätzen der Wirbel sind die Querfortsätze (*tr*), besonders bei Anuren beträchtlich entwickelt, während obere Dornfortsätze nur rudimentär sind. Gelenkverbindungen der Bogentheile der Wirbel kommen an paarigen Gelenkfortsätzen in allgemeiner Verbreitung vor.

Durch die Verbindung des Beckengürtels mit der Wirbelsäule trennt sich nicht nur der Caudalabschnitt schärfer vom Rumpftheile, sondern es wird noch ein Sacralabschnitt durch einen Wirbel repräsentirt, der meist durch mächtigere, bei manchen sogar eine bedeutende Breite erlangende Querfortsätze sich auszeichnet (Pipa).

§ 299.

Um die Chorda dorsalis bildet sich bei den Reptilien und Vögeln die Anlage der Wirbelsäule, ähnlich wie bei den Amphibien. Knorpelige Wirbelkörper senden eben solche Bogenstücke aus, die den Rückgratcanal abschliessen. Auch die intervertebrale Einschnürung der Chorda besteht (vergl. Fig. 192. *D*), doch geht die ganze Chorda zu Grunde. Eine Ausnahme bilden die Ascalaboten, deren Rückgrat von der in vollständiger Länge erhaltenen Chorda durchsetzt wird. Die Trennung der continuirlichen Anlage in einzelne Wirbelkörper geschieht bei Eidechsen und Schlangen durch die Trennung des Intervertebralknorpels in einen hinteren Gelenkkopf und eine vordere Pfanne. Bei Crocodilen und Vögeln dagegen werden die zwischen den Wirbelkörpern des Halses liegenden Knorpelpartieen der Anlage zu einem besonderen intervertebralen Apparate verwendet, welcher der übrigen Wirbelsäule abzugehen scheint.

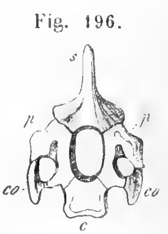
Die Ossification der knorpeligen Wirbelsäule ergreift Bogen und Wirbelkörper getrennt, beide bleiben bei Crocodilen und Schildkröten von einander gesondert, entsprechend der langen Fortdauer des Körperwachsthums; bei den sehr frühe ihre definitive Grösse erreichenden Vögeln jedoch tritt eine baldige Verschmelzung ein. Von den oberen Bogen erstrecken sich Gelenkfortsätze zu den nächst vordern und hinteren Wirbeln. Sie sind sehr entwickelt an der Halswirbelsäule der Schildkröten. Dornfortsätze dieser Bogen finden sich meist in verschiedenem

Maasse, besonders an den Rumpfwirbeln, bei den Crocodilen und vielen Eidechsen auch noch an den Schwanzwirbeln vor. Querfortsätze nehmen entweder vom Wirbelkörper selbst, oder doch dicht an diesem ihren Ursprung. Sie sind an der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule der Crocodile ansehnlich entfaltet, ebenda auch bei den Sauriern indess sie bei den Schildkröten nur dem Caudaltheile zukommen.

Rippen sind bei Reptilien und Vögeln längs des ganzen Rumpftheiles der Wirbelsäule vorhanden, und fehlen nur der Halswirbelsäule der Schildkröten. Die bei den übrigen Reptilien beweglichen Halsrippenrudimente verwachsen bei den Vögeln (Fig. 196. *co*) mit den Wirbeln und bilden mit Wirbelkörper wie mit Querfortsatz in Verbindung ein Foramen transversarium.

Untere Bogen finden sich am Caudaltheile der Wirbelsäule bei Eidechsen, Schildkröten und Crocodilen, wo sie sich immer zwischen zwei Wirbelkörpern befestigen und zur Herstellung eines Caudalcanals beitragen. Rudimentär sind sie bei den Vögeln vorhanden. Als ganz verschiedene Gebilde, müssen die von den Wirbelkörpern ausgehenden sogenannten unteren Dornfortsätze gelten, die bei den Schlangen an den meisten Rumpfwirbeln vorkommen und auch bei Eidechsen und Vögeln vorhanden sind.

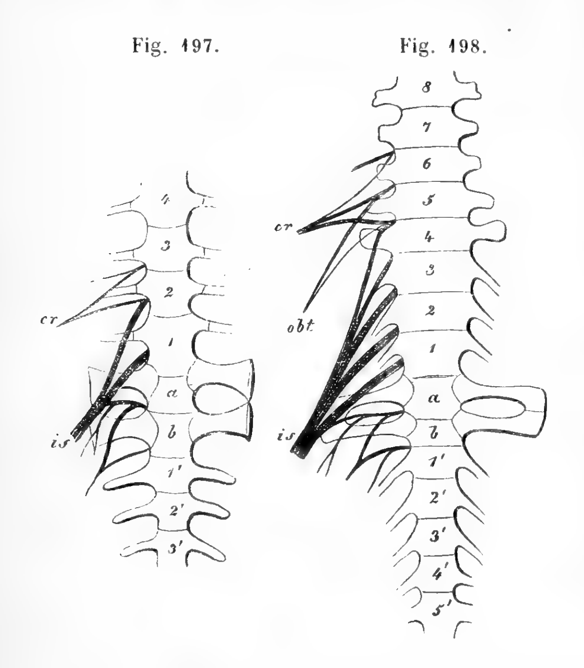
Fig. 196.



In Vergleichung mit den Amphibien tritt an der Wirbelsäule der Reptilien und Vögel eine reichere Gliederung hervor. Durch die Verbindung einer Anzahl von Rippen mit einem Brustbein, sondert sich sowohl ein Halstheil der Wirbelsäule schärfer, wie auch ein Lendentheil, der, die vor den Sacralwirbeln liegende mit nur kurzen Rippen ausgestattete Wirbelgruppe umfassend, bei Eidechsen und Crocodilen deutlich wird. Die mangelnde Sternalverbindung der Rippen bei Schlangen lässt hier die Sonderung von Brust- und Halsabschnitt ebenso zurücktreten, wie weiter nach hinten auch eine Lendenregion nicht unterscheidbar ist. Auch bei den Schildkröten bieten die Wirbel des Rumpfes ein gleichartiges Verhalten dar. Die Differenzirung jener Abschnitte ist jedoch bei alledem keine scharfe, insofern bei Eidechsen und Crocodilen wie bei Vögeln die letzten Rippen des Halstheiles nur wenig an Länge von den nächstfolgenden an das Sternum gelangenden verschieden sind. Aehnliches gilt vom Lendentheile der Eidechsen, der bei den Vögeln sogar mit dem eigentlichen Sacralabschnitt sich verbindet. Zu dem bereits bei Amphibien bestehenden Sacralwirbel tritt mindestens noch ein zweiter (Fig. 197. *a. b*) (Eidechsen, Crocodile, Schildkröten), indess schon bei fossilen Sauriern (Pterodactylen, Dinosaurier und anderen) eine grössere Anzahl Beckenwirbel sich vorfindet. Diese Einrichtung steigert sich bei den Vögeln, indem zu den

Fig. 196. Halswirbel von Vultur cinereus. *c* Körper. *p* Bogenstücke. *s* Dornfortsatz. *vv* Rippenrudiment.

zwei ächten Sacralwirbeln (Fig. 198. *a. b*) noch eine grössere Anzahl präsacraler und postsacraler Wirbel mit dem Darmbein Verbindungen eingeht. Im sogenannten Sacrum der Vögel sind sowohl thorakale als lumbale wie caudale Wirbel zu erkennen, welche die Gesammtzahl bis auf 23 (bei Struthionen) erheben. Die beiden ächten Sacralwirbel sind bei Hühnervögeln, vielen Schwimmvögeln, auch bei Raubvögeln sehr deutlich unterscheidbar, am wenigsten bei Sing- und Klettervögeln.



Die schwankendsten Verhältnisse bietet der Caudalabschnitt dar, an welchem sowohl bei Schildkröten als Vögeln eine im Vergleich zu Eidechsen und Crocodilen bedeutende Reduction sich ausspricht. Unter den Schildkröten ist jener Abschnitt bei verhältnissmässig wenig geringerer Wirbelzahl bei den Chelonien dem Volum nach am meisten verkümmert. Noch mehr reducirt sich die Zahl und auch das Volum der Wirbel bei einem Theil den Flugechsen (Pterodactyli), während ein anderer älterer noch eine bedeutende Schwanzlänge besass (Rhamphorhynchi).

Eine parallele Erscheinung bieten die Vögel dar, deren gegenwärtig lebende Formen durch eine Rückbildung dieses Abschnittes charakterisirt sind. Ausser der Reduction der Zahl tritt bei den Carinaten auch eine Verschmelzung von 4—6 discret angelegten Wirbeln ein, woraus der letzte ein grösseres Stück darstellende, gewöhnlich als »Steissbein« bezeichnete Abschnitt der Wirbelsäule hervorgeht, der in Anpassung an die durch Entwickelung der Steuerfedern bedingten Verhältnisse, meist in eine senkrechte Platte sich auszieht.

Fig. 197. Sacraltheil der Wirbelsäule eines Reptils mit den benachbarten prae- und postsacralen Wirbeln.

Fig. 198. Sacraltheil der Wirbelsäule eines Vogels.

Beide schematische Figuren sind von der ventralen Fläche dargestellt und zeigen linkerseits die Nervengeflechte. Für beide Figuren: *a* erster Sacralwirbel, *b* zweiter Sacralwirbel. 1, 2, 3, 4 . . . Präsacralwirbel. 1′, 2′, 3′, 4′ . . . . Postsacralwirbel (Caudalwirbel).

§ 300.

Bei den Säugethieren bietet die knorpelige Anlage der Wirbelsäule durch ihre Beziehung zur Chorda dorsalis eine bedeutende Verschiedenheit, indem die Chorda je an den einem Wirbelkörper entsprechenden Stellen eingeschnürt wird, sich also intervertebral länger erhält (vergl. Fig. 192. *E*). Aus dem sie intervertebral umgebenden Knorpel bildet sich ein Zwischenknorpel (Intervertebralknorpel) aus, in welchem der Chordarest mit mehrfachen Modificationen als Gallertkern fortbesteht. Die Zwischenknorpel sind ursprünglich Theile des aus der skeletogenen Schichte entstandenen continuirlichen Knorpelrohrs. Von den Wirbelkörpern aus erstreckt sich der Knorpel continuirlich in die oberen Bogen, so dass die Anlage des knorpeligen Wirbels ein Ganzes darstellt. Sowohl im Wirbelkörper als an den Bogen entstehen selbständige Ossificationen und die von da aus verknöchernden Stücke verschmelzen erst nach Abschluss des Wachsthums. Bei der Verknöcherung der Bogen erstreckt sich der Process von da aus auf einen nicht unbeträchtlichen Theil des Wirbelkörpers, so dass man den knöchernen Wirbelkörper beiderseits von einem Theile des Bogens gebildet betrachten muss.

Die Bogen bilden an den meisten Wirbeln Dornfortsätze. Bei den langhalsigen Ungulaten (Giraffe, Kameel, Pferd) fehlen sie an der Halswirbelsäule, sind dagegen am Rumpftheile bedeutend entwickelt. Letzteres gilt auch von den Cetaceen, an deren Caudaltheil sie sogar noch ansehnlicher sind. Allgemein bestehen Gelenkfortsätze, ähnlich wie bei den Reptilien, und nur bei den Cetaceen haben sie Rückbildungen erlitten. Als Querfortsätze pflegt man sehr verschiedenartige Bildungen zu bezeichnen, die bald von den Wirbelbogen, bald von den Körpern entspringen. Den einfachern Zustand bieten diese Processus transversi an der Hals- und Brustregion. An ersterer erleiden sie eine Complication durch die Verbindung mit Rippenrudimenten, die mit ihnen verwachsend ein Foramen transversarium umschliessen helfen. An der Brust tragen sie gleichfalls Rippen, die ihnen ventralwärts angeschlossen sind. Doch können sie auch terminal Rippen tragen, wie die hinteren Brustwirbel der Cetaceen. Beim Uebergang der Brustwirbel in den Lumbaltheil der Wirbelsäule erscheint in grosser Verbreitung eine Differenzirung der Querfortsätze in drei besondere Fortsätze. Nach vorne gerichtete, zuweilen sehr ansehnlich werdende Höcker bilden die Processus mamillares, die auch auf die Wurzel der vordern Gelenkfortsätze rücken können. Nach hinten und aufwärts gerichtete Fortsätze stellen die Proc. accessorii vor, und ein dritter Fortsatz ist lateral, häufig auch abwärts gerichtet, und bildet die Proc. transversi der Lendenwirbel.

Die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule sind bei den Säugethieren schärfer als bei den Reptilien und Vögeln differenzirt. Vornehm-

lich ist es die Halsregion die, durch den constanten Besitz von 7 Wirbeln ausgezeichnet, von dem Brustabschnitte sich bestimmter abgrenzt, indem ihre Rippenrudimente zu den Brustrippen keine allmählichen Uebergänge darbieten. Eine Vermehrung der Halswirbel bei Bradypus auf 8 oder 9 erklärt sich aus dem Uebergange von Brustwirbeln in den Halsabschnitt, ebenso wie eine Verminderung auf 6 bei Choloepus und dem australischen Manati aus einer vollständigeren Entwickelung der Rippe des siebenten Halswirbels ableitbar ist.

Auch eine durch den Mangel beweglicher Rippen ausgezeichnete Lendenregion tritt deutlicher hervor. In der Sacralregion findet sich meist nur ein das Darmbein tragender Wirbel, dem sehr häufig noch ein zweiter sich ähnlich verhält. Selten erstreckt sich die Darmbeinverbindung noch auf einen dritten Wirbel. Indem diese untereinander verschmelzen und noch einen oder einige Caudalwirbel mit sich verwachsen lassen, bildet sich ein einheitlicher Abschnitt als »Os sacrum« aus, an welchem wir also die ächten Sacralwirbel von den unächten aus Caudalwirbeln entstandenen zu unterscheiden haben. Auch dadurch wird die Zahl der Sacralwirbel vermehrt, dass mit der Wirbelsäule die Sitzbeine sich verbinden, die in der Regel davon ausgeschlossen sind. Auf diese Weise entsteht eine beträchtliche Verlängerung des Sacraltheiles (bis auf 8—9 Wirbel) bei den Edentaten.

Der Schwanztheil der Wirbelsäule ist auch bei den Säugethieren er variabelste, und bietet innerhalb der meisten Abtheilungen sowohl Zustände grosser Entwickelung, als auch bedeutende Rückbildungen dar. So erhebt sich die Wirbelzahl bei den Affen bis auf 30, um bei einigen selbst unter die Zahl zu sinken, welche noch beim Menschen im sogenannten Steissbeine sich erhalten hat. —

Wie sich dadurch der letzte Abschnitt dem vordersten oder Halstheil entgegensetzt, so ist der zwischen inne liegende bezüglich der Zahlenverhältnisse minder constant als der Halsabschnitt, aber auch minder schwankend als der Caudaltheil der Wirbelsäule. Die Zahl der Dorsolumbalwirbel stellt sich sehr hoch bei den Halbaffen (23 — 24 bei Lemur), bei Choloepus (27), bei Einhufern (24) u. a., am höchsten bei Hyrax (29). Geringer ist sie bei den übrigen Abtheilungen.

Innerhalb der grösseren Abtheilungen spricht sich die gemeinsame Abstammung der einzelnen Gattungen in einer ziemlich vollständigen Uebereinstimmung der Gesammtzahl der Dorsolumbalwirbel aus. Für die Beutelthiere und Artiodactylen ergeben sich durchgehend 19; und ebenso viel oder 20 (21 bei Paradoxurus und Procyon) herrschen bei den meisten Nagern, den Raubthieren und der Mehrzahl der Primaten, während sie bei einigen der letzteren auf 18 oder 17 sinkt, womit zugleich die meisten Chiropteren übereinstimmen.

Wie bei gleichbleibender Gesammtzahl der bezüglichen Wirbel-, Brust- oder Lendenregion in verschiedenem Grade sich ausdehnen, je nachdem Rippen bestehen oder fehlen, möge folgendes Beispiel zeigen.

Die Zahl der rippentragenden Brustwirbel beträgt bei den Gattungen

Felis und Canis	13,	Lendenwirbel 7
bei Mustela und Ursus	14,	» 6
bei Phoca und Hyaena crocuta	15,	» 5
bei Hyaena striata	16,	» 4

Also dürfen wir sagen, dass beim Hunde in Vergleich zu den Hyänen Rippen verloren gingen und die Zahl der Lendenwirbel dadurch auf Kosten der Brustwirbel sich vermehrt hat.

§ 301.

Bei allen Differenzirungen der Wirbel treffen sich die dadurch entstehenden Eigenthümlichkeiten in der Regel über grössere Strecken ausgedehnt, und wenn sie auch oft scheinbar scharf begrenzt sich darstellen, so fehlen doch die vermittelnden Glieder nicht vollständig. Nur an den beiden vordersten Wirbeln prägt sich eine ausschliesslich auf diese beschränkte Einrichtung aus, die aus der Verbindungs- und Bewegungsweise des Schädels an dem Rückgrate hervorgeht.

Bei den Fischen bestehen bei allen mannichfaltigen Modificationen des vordersten Abschnittes des Rückgrates keine auf die berührten Verhältnisse direct bezüglichen Bildungen. Erst bei den Amphibien beginnt jene Modification am ersten Halswirbel. Derselbe ist einfach ringförmig, indem er gewöhnlich der Querfortsätze entbehrt, die nur bei Verschmelzung mit dem folgenden Wirbel (z. B. bei Pipa) vorkommen. Dieser erste Wirbel wird als Atlas bezeichnet. Bei den Reptilien bleibt der Körper des Atlas, vor jenem des zweiten, als Epistropheus unterschiedenen Wirbel gelagert, von seinen Bogenstücken getrennt, und verbindet sich enger mit dem Körper des Epistropheus als mit letzteren. Dabei entsteht unter diesem Körper ein besonderes, die Bogenstücke ventral vereinigendes Stück, und bei den Crocodilen findet sich noch ein dorsales Schlussstück des Bogentheils. Bei den Schlangen verwächst in der Regel der dem Körper des Atlas entsprechende Theil mit dem zweiten Halswirbel, und bildet vorne dessen Zahnfortsatz und ebenso bei den Vögeln, bei denen zugleich die ventrale Bogenverbindung im Vergleich zu jenem »Processus odontoïdes« eine bedeutendere Grösse erreicht.

Das Verhalten bei den Reptilien repräsentirt bei den Säugethieren einen embryonalen Zustand, der bei den Monotremen länger währt, als bei den Uebrigen, und selbst bei Beutelthieren häufig durch Trennung des Atlaskörpers vom Epistropheus fortbesteht. Sonst verschmilzt der Körper des Atlas vollkommen mit dem Epistropheus, und lässt seinen vordersten Theil als den Zahnfortsatz des letzteren erscheinen. Die untere Vereinigung der Bogen wird bei Marsupiaten nur durch ein Ligament hergestellt oder es entsteht an dessen Stelle ein distincter Knochen, der bei den Monodelphen als knöcherne Spange die beiden Bogenhälften ventral verbindet.

Rippen.

§ 302.

Als Rippen bezeichnet man Skelettheile, die aus den untern Bogenstücken der Wirbel hervorgingen, vorübergehend oder dauernd mit der Wirbelsäule beweglich verbunden sind, und einen unter der Axe der Wirbelsäule befindlichen Raum (s. Fig. 199) spangenartig umziehen. Dieser Raum zerfällt in zwei, sowohl nach dem Umfange, als nach den eingelagerten Organen differente Abschnitte, von denen der vordere als Leibeshöhle bezeichnet wird. Er birgt den Nahrungscanal und alle damit zusammenhängenden, oder von ihm aus entstandenen Organe, sowie den Urogenitalapparat. Der hintere Abschnitt setzt sich in den als Schwanz unterschiedenen Körpertheil fort und bildet den engen, zuweilen in zwei übereinander verlaufende Theile geschiedenen Caudalcanal. So sehen wir die Verhältnisse bei den Fischen, bei denen auch in der Gliederung der Körperregionen die indifferentesten Zustände walten, so dass wir diese Abtheilung auch hier zum Ausgangspuncte nehmen müssen.

Eine Vergleichung der Contenta der beiden Abschnitte eines subvertebralen Raumes lässt eine zeitliche Verschiedenheit ihrer Volumzustände wahrnehmen. Während im Caudalcanal Blutgefässe ihren Weg nehmen, oder höchstens noch Theile der Nieren eingelagert sind, in allen Fällen Organe deren Volum nur wenig schwankt, werden an den Organen der Leibeshöhle bedeutende, häufig in regelmässiger Folge von Füllung und Entleerung sich äussernde Umfangsschwankungen wahrnehmbar. Demgemäss muss auch der Umfang der Leibeshöhle ein veränderlicher sein. Diesem Verhalten entsprechen die an den unteren Bogen wahrnehmbaren Einrichtungen. Diese Bogen erscheinen als unmittelbare Fortsätze der Wirbel am caudalen Abschnitt, und sind unbeweglich; dagegen erscheinen sie am abdominalen Abschnitte in Anpassung an den veränderlichen Umfang des von ihnen umspannten Raumes von den Wirbeln abgegliedert und mehr oder minder beweglich den Wirbelkörpern oder davon ausgehenden Fortsätzen angefügt. Die letzteren scheinen gleichfalls dem Bogensystem anzugehören. Wir unterscheiden sie aber nicht mehr als »Rippen«, gemäss der oben gegebenen Definition. (Vergl. auch § 294.)

Somit betrachten wir die Rippen als Differenzirungen des unteren Bogensystems, von welchem nach der Ausdehnung des Leibeshöhle längs der Wirbelsäule eine verschieden grosse Zahl von Bogenstücken in die freiere Rippenform überging. Diese die Genese der Rippen erklärende Auffassung lässt dann die nach Art der Rippen sich verhaltenden, aber nicht mehr die Leibeshöhle umschliessenden unteren Bogenbildungen nicht als primitive Gebilde beurtheilen, sondern als solche die einmal Rippen waren und somit eine bedeutendere Ausdehnung der Leibeshöhle voraussetzen.

Von diesen dem unteren Bogensysteme angehörigen Gebilden sind also drei verschiedene Zustände auseinander zu halten: 1) indifferente untere Bogen, die nur in der Schwanzregion von Cyclostomen, Selachiern, Ganoïden vorkommen, 2) Rippen am Rumpfabschnitte der Wirbelsäule der meisten Fische wie der höheren Wirbelthiere, 3) aus Rippen entstandene untere Bogen am Caudalabschnitte der höheren Wirbelthiere.

§ 303.

Nachdem die indifferenten unteren Bogen bereits bei der Wirbelsäule ihre Beachtung fanden, liegen uns hier nur die Rippen und ihre Derivate vor. Sie fehlen nur den Leptocardiern und Cyclostomen vollständig, auch den Chimären. Bei den übrigen Wirbelthierabtheilungen treffen wir sie bald in rudimentärer Form, bald ausgebildet und dann von den Amphibien an zu einem ventralen Abschlusse gelangend, welcher durch ein besonderes Skeletstück, das Sternum, zu Stande gebracht wird.

Sämmtliche Wirbel können Rippen tragen, worin sich ebenso die Zusammengehörigkeit ausspricht wie durch die häufige Verschmelzung, und die stets eingehaltene gleichmässige metamere Vertheilung.

Meist ganz gleichartig erstrecken sie sich bei den Fischen von den ersten Rumpfwirbeln bis zur Caudalregion. Niemals geben sie untere ventrale Verbindungen ein, denn wo sie hier mit andern Skelettheilen zusammenhängen, gehören diese dem Hautskelet an (Clupeïden). Rudimentär treffen wir sie bei den Selachiern, meist nur durch kurze Knorpelstückchen vorgestellt, ansehnlicher sind sie bei den Stören (Acipenser). Sie sind entweder unmittelbar am Wirbelkörper oder an besonderen Querfortsätzen befestigt.

Die Ganoïden mit knöchernem Skelete besitzen die Rippen in vollständiger Ausbildung. Am Caudalabschnitte der Wirbelsäule gehen sie allmählich in untere Bogen über, die anfangs auf dieselbe Weise wie vorher die ächten Rippen mit den Wirbelkörpern verbunden sind, gegen das Ende zu jedoch Verwachsungen eingehen. Der allmähliche Uebergang der Rippen in primäre untere Bogen ist hier unzweifelhaft.

Bei den Knochenfischen bieten sich bezüglich der Rippen ausserordentlich variable Verhältnisse dar. Häufig sind sie

Fig. 199.

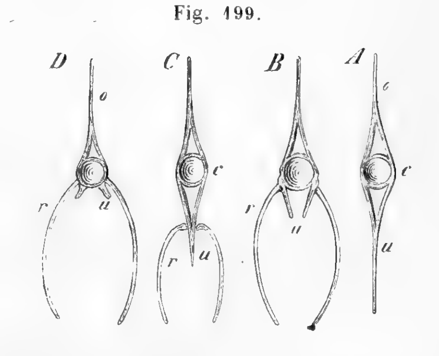


Fig. 199. Verschiedenes Verhalten der Rippen und der Querfortsätze bei Teleostiern. *c* Wirbelkörper. *o* Obere Bogen. *u* Querfortsätze. *r* Rippen.

rudimentär oder fehlen vollständig (Lophobranchier, Gymnodonten u. a. m.). Da die unteren Bogen der Teleostier (Fig. 199. *u*), wie oben bereits hervorgehoben, selbständige Fortsätze der Schwanzwirbel sind, die aus einer Lageveränderung der weiter vorne Rippen tragenden Querfortsätze hervorgehen, so ist erklärlich, dass auch diese unteren Bogen Rippen tragen können, wie solches bei vielen Teleostiern der Fall ist (Fig. 199. *C*). In einzelnen Abtheilungen der Physostomen erleiden die vordersten Rippen Umbildungen, indem aus ihnen mit der Schwimmblase sich verbindende Knochen hervorgehen, die sogar eine zum Gehörorgane leitende Kette formiren (Cyprinoïden).

Unter den Amphibien bieten die Gymnophiona die vollkommenst entwickelten Rippen, die nur dem ersten und dem letzten Wirbel abgehen. Rudimentär treten sie bei den Urodelen auf, meist kurze, den Querfortsätzen beweglich angefügte Stückchen vorstellend. Auch der Querfortsatz des Sacralwirbels trägt ein solches Rippenrudiment, welches die Verbindung mit dem Becken vermittelt. Bei den Anuren sind sie meist vollständig verloren gegangen.

§ 304.

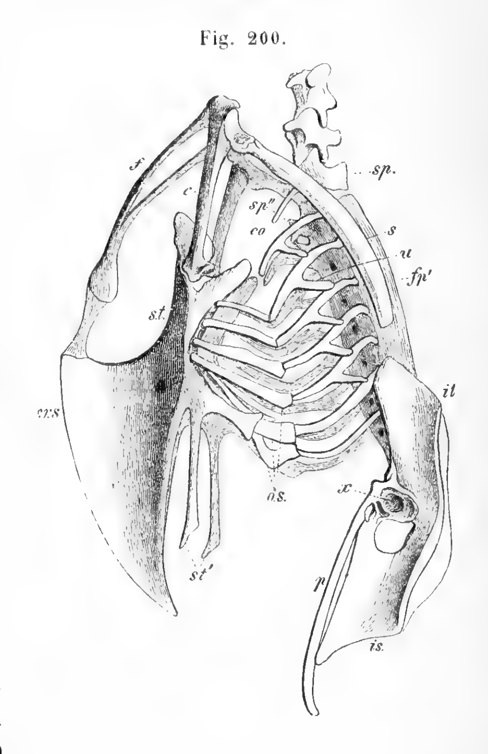
Eine Verbreitung der Rippen an allen Rumpfwirbeln besteht bei den Reptilien, mit Ausnahme der Schildkröten, denen am Halse Rippenrudimente zu fehlen scheinen, indess in Brust- und Lumbalregion querfortsatzähnliche Rippen vorkommen die von den Platten des Rückenschildes umwachsen werden (S. 429.). Den Eidechsen und Schlangen fehlt die Rippe des Atlas. Während bei den erstern ein Theil der Rumpfrippen mit einem Sternum verbunden ist und dadurch eine grössere Scheidung der rippentragenden Abschnitte der Wirbelsäule bedingt, verhalten sich die Rippen der Schlangen vom zweiten Halswirbel an bis zum Rumpfende in ziemlich gleichartiger Weise. Alle zeichnen sich durch sehr bewegliche Verbindung mit der Wirbelsäule aus.

Die mit dem Sternum verbundenen Rippen der Eidechsen sind immer in mehrere Abschnitte gesondert, von denen meist nur der obere, vertebrale, vollständig ossificirt. Die sternalen Enden bleiben in der Regel knorpelig und fügen sich nur zu wenigen Paaren direct dem Sternum an. Eine grössere Anzahl verbindet sich nicht selten mit einem dem hinteren Sternalende angefügten Knorpelbogen. Die Trennung einer Rippe in zwei Stücke kommt schon an den letzten Halsrippen vor und bildet damit einen Uebergang zu dem Verhalten der Brustrippen. Bei den Crocodilen und Eidechsen ist diese Differenzirung durch Theilung des Sternocostalstückes in zwei Abschnitte noch weiter gediehen.

Die Verbindung der Halsrippenrudimente mit der Wirbelsäule führt bei den Vögeln zwar an dem grössten Abschnitt der Halswirbelsäule zu einer völligen Verwachsung, dagegen ist die Verbindung an den

letzten Halswirbeln freier, so dass sich auch hier derselbe allmähliche Uebergang zu den das Sternum erreichenden Brustrippen darstellt. Die letzteren treffen sich wie bei den Eidechsen in geringerer Anzahl und sind gleichfalls in ein vertebrales und sternales (Os sternocostale) Stück geschieden. Die vertebralen Stücke sind durch rückwärts gerichtete Fortsätze (vergl. Fig. 200. *u*) (Processus uncinati) ausgezeichnet, welche an den Körper der nächstfolgenden Rippe sich anlagern und dem Thorax ein festeres Gefüge verleihen. Diese Einrichtung ist von den Reptilien her ableitbar, denn sie kommt manchen Sauriern (Sphenodon) zu und besteht in grösserer Verbreitung bei den Crocodilen, wo solche Fortsätze bereits an den Enden der Halsrippen (mit Ausschluss des ersten Paares), sowie an den vertebralen Stücken der Brustrippen vorhanden sind. Bei den Vögeln entbehrt der ins Sacrum aufgenommene Lumbaltheil der Wirbelsäule der Rippen, dagegen finden sich unzweifelhafte Rudimente an den ächten Sacralwirbeln vor, so dass das Becken nicht direct mit den Wirbeln, sondern mit den jenen angefügten Rippenrudimenten sich verbindet. Aehnliche Rudimente sind auch bei Crocodilen erkennbar.

Fig. 200.



Bei entwickelter Schwanzregion der Wirbelsäule — Eidechsen, Crocodile, Schildkröten — bestehen den Caudalcanal umschliessende Rippenrudimente in Form unterer Bogenstücke, welche in der Regel intervertebral angefügt sind.

Bei den Säugethieren sind die Halsrippen vollständig in die Wirbel aufgegangen und die selbständige Verknöcherung macht das ursprüngliche Verhältniss bemerkbar, sowie auch hin und wieder am letzten Halswirbel eine freie Rippe erscheint. Die in verschiedener Zahl vorhandenen Brustrippen lassen die Trennung in die zwei oben

Fig. 200. Thorax, Schultergürtel und Becken von Ciconia alba. *st* Brustbein. *st'* Abdominalfortsätze desselben. *cr s* Brustbeinkamm. *f* Vorderes Schlüsselbein (furcula). *c* Coracoid. *s* Scapula. *os* Ossa sternocostalia. *u* Processus uncinati. *sp* Dornfortsatz des ersten Brustwirbels. *fp'* Verschmolzene Dornfortsätze. *il* Darmbein. *is* Sitzbein. *p* Schambein. *x* Pfanne des Hüftgelenks.

erwähnten Stücke darin erkennen, dass die Verknöcherung nie die ganze Rippe gleichmässig ergreift, sondern eine sternale Portion knorpelig lässt. Wenn auch diese verknöchert (Edentaten, Cetaceen), so bilden sie doch immer ein selbständiges Stück. Bei Ornithorhynchus sind die fünf letzten Rippen mit einem wieder getheilten Sternocostalstücke versehen, ähnlich auch bei Manis.

Nur die vorderen Rippen erreichen das Brustbein. Die hinteren verbinden sich entweder mit dem Sternalende nächstvorderer, oder sie laufen frei aus, und schliessen somit an rudimentäre Formen an, zu welch' letzteren auch die bei Cetaceen vorkommenden, sogar der Verbindung mit der Wirbelsäule entbehrenden letzten Rippen gehören. In der Lendenregion sind die Rippen noch mehr rudimentär und mit den Querfortsätzen verschmolzen. Dass der Querfortsatz selbst die Rippe repräsentire, ist nicht begründbar. Viel bestimmter sind Rudimente von Rippen an den 2—3 ersten Sacralwirbeln nachweisbar, wo sie wie in den unteren Classen die Verbindung mit dem Darmbein vermitteln, welches auch bei den Säugern niemals direct der Wirbelsäule angefügt ist. Sie erscheinen hier unter der Form den Querfortsätzen angefügter ventraler Stücke. Endlich bestehen bei langgeschwänzten Säugethieren auch die als untere Bogen erscheinenden Rippenrudimente.

§ 305.

Die Verbindungsstellen der Rippen mit den Wirbeln liegen meist in der Mitte der Körper. Wo nicht besondere Fortsätze die Rippen tragen, ist dieses Verhalten bei den Fischen allgemein. Das Vertebralende der Rippe zeigt sich daher meist etwas verbreitert, allein es bleibt einfach und repräsentirt damit den niedersten Zustand. Auch bei den rudimentären Rippen der Amphibien ist ähnliches der Fall. Dagegen ist bei den Cöcilien das Vertebralende gespalten, so dass es an zwei Stellen mit der Wirbelsäule in Verbindung steht. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die sogenannten Querfortsätze mancher geschwänzten Amphibien, indem sie am Ursprunge von einem Canale durchsetzt sind. Diese Eigenthümlichkeit trifft sich in den höheren Classen allgemeiner. Angedeutet ist sie bei den Schlangen durch Verbreiterung der Articulationsfläche. Bei Eidechsen und Crocodilen ist wie bei den Vögeln die Trennung vollkommen (Fig. 201), und ein Schenkel (β) articulirt mit dem Körper (c), der andere (α) mit dem von den oberen Bogen ausgehenden Querfortsatz (tr) des Wirbels. Diese doppelte Verbindung mittelst Capitulum und Tuberculum besteht

Fig. 201.

Fig. 201. Dorsalwirbel von Buteo vulgaris. *c* Körper des Wirbels mit einem sogenannten untern Dornfortsatz. *s* Oberer Dornfortsatz. *tr* Querfortsatz. *io* Rippe. *a* Tuberculum. β Capitulum.

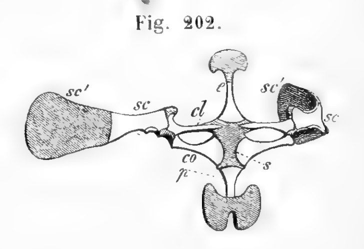
meist nur an dem vorderen Abschnitte der Wirbelsäule, an Hals- und Brustwirbeln. In der Lendenregion treten die Rippen an die Querfortsätze über, und die Sonderung in Capitulum und Tuberculum macht einem einfacheren Zustande Platz. Auch bei den Säugethieren besteht diese Vereinfachung der Verbindungsweise nach hinten zu. Allein hier scheint das Tuberculum der Rippe der sich rückbildende Theil zu sein, indem die Rippe sich entweder direct an den Wirbelkörper fügt, oder mit einem von diesem und nicht vom obern Bogen ausgehenden Querfortsatze sich verbindet.

Sternum.

§ 306.

Das **Brustbein** bildet durch Aufnahme mehrerer Rippenpaare den ventralen Abschluss des durch letztere dargestellten Bogengerüstes und tritt fast immer in nahe Beziehungen zum Schultergürtel. Es entsteht aus einer mit den Rippen gleichen Anlage, indem es anfänglich einen die betreffenden Rippen jederseits unter einander verbindenden Knorpelstreif vorstellt, somit als paariger Skelettheil erscheint, aus dessen Verschmelzung das spätere Verhalten hervorgeht. Es tritt erst bei den Amphibien auf, deren rudimentärer Rippenbefund das Sternum nur mit dem Schultergürtel in Verbindung stehen lässt, so dass in Anbetracht der Genese dieses Skelettheiles hier ein sehr veränderter Zustand vorliegt. So erscheint es bei den Salamandrinen als eine breite, dünne Knorpelplatte, die zur Aufnahme der Coracoïdstücke des Schultergürtels tiefe Falze zeigt. Bei den ungeschwänzten Amphibien (Fig. 202. *p*) tritt es sogar an den hinteren Rand der unter einander median vereinigten Coracoïdea (*co*) und stellt auf diese Weise nur einen theilweise ossificirenden Anhang des Schultergürtels vor, an dem sich das hintere Ende als breite Knorpelplatte erhält.

Fig. 202.



Als eine an das Sternum der Amphibien eng angeschlossene Bildung erscheint die Brustbeinplatte unter den **Reptilien** bei Eidechsen und Crocodilen. Man trifft sie hier meist von rhomboïdaler Gestalt und in ähnlichen Beziehungen zum Schultergürtel (Fig. 203. *s*). Bei den Eidechsen bleibt das meist sehr breite Sternum gleichfalls häufig voll-

Fig. 202. Sternum und Schultergürtel von **Rana temporaria**. *p* Körper des Sternum nach hinten in eine breite Knorpelplatte auslaufend. *sc* Scapula. *sc'* Suprascapulare. *co* Coracoïd, in der Medianlinie mit dem der andern Seite verschmolzen *s*. *cl* Clavicula. *e* Episternum. Die knorpeligen Theile sind schraffirt.

ständig knorpelig (Fig. 203, *s*). Meist verbinden sich mit ihm nur einige Rippenpaare und an seinem Hinterrande entsendet es einen oder zwei gleichfalls Rippen aufnehmende Fortsätze. Unpaar ist dieser Theil des Sternums auch bei den Crocodilen. In seinem paarigen Vorkommen ist eine Fortdauer des embryonalen Verhaltens zu sehen.

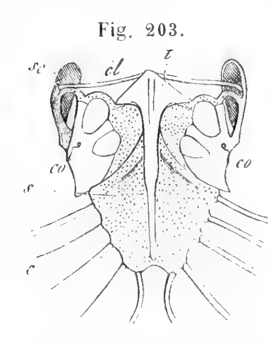


Fig. 203.

Das stets ossificirte Sternum der Vögel ist die weiter entwickelte Sternalplatte der Reptilien, an welcher das hintere Stück nicht mehr zur Entwickelung kommt. Wie bei den Reptilien nimmt es nur wenige (bis 6) Rippenpaare auf. Als ein breites, vorne stark gewölbtes Knochenstück trifft man es bei den Ratiten (Struthionen, Apteryx) (vergl. Fig. 204. *a*). Die Carinaten dagegen sind durch eine an der vorderen convexen Fläche des Brustbeines vorspringende Crista ausgezeichnet, welche als Oberflächenvergrösserung für Muskelursprünge dient. Die Gestalt des Sternums entspricht somit den zur Bewegung der Flügel dienenden mächtigen Muskelmassen, wie auch der Umfang des Sternums und seiner Crista der Ausbildung des Flugvermögens gemäss entfaltet ist. Das hintere Ende zeigt sehr häufig paarige, durch Membranen verschlossene Oeffnungen (Fig. 205) (z. B.

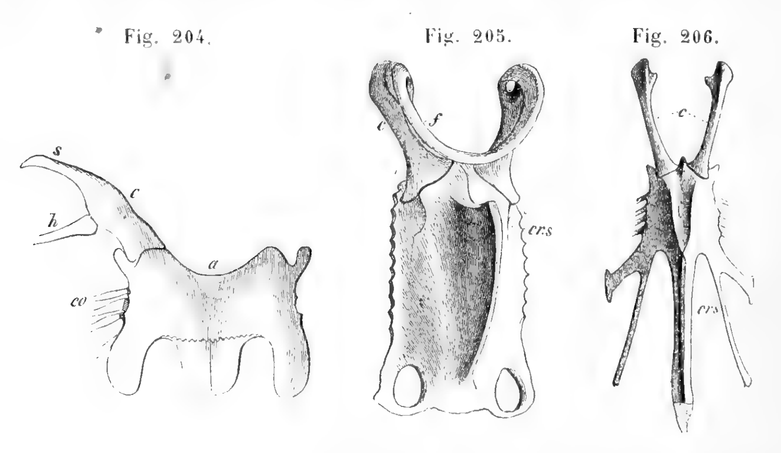


Fig. 204. Fig. 205. Fig. 206.

Fig. 203. Sternum und Schultergürtel von Uromastix spinipes. *s* Sternalplatte, seitlich Rippenpaare stützend, nach hinten mit zwei Fortsätzen versehen. *sc* Scapula. *co* Coracoïd. *cl* Clavicula. *t* Episternum. Die knorpeligen Theile des Sternum und der Coracoïdea sind punctirt dargestellt.

Fig. 204. Sternum und rechter Schulterknochen von Apteryx australis. *a* Sternalplatte. *co* Rippen. *s* Scapula. *c* Coracoïd. *h* Humerus. (Nach Blanchard.)

Fig. 205. Sternum von Buteo vulgaris (etwas schräg von der Seite gesehen). *crs* Crista sterni. *f* Furcula. *c* Coracoïd.

Fig. 206. Sternum von Numida meleagris (von vorne). *crs* Crista sterni *c* Coracoïd.

bei Raub- und Schwimmvögeln); durch Durchbruch der Umgrenzung dieser Oeffnungen gegen den hinteren Sternalrand entstehen unter einer der Grösse der Oeffnungen entsprechenden Verkleinerung des Sternums nach hinten gerichtete Fortsätze (Processus abdominales) und die Oeffnungen gestalten sich zu membranös überspannten Ausschnitten (vergl. Fig. 206).

Auch durch seine Verbindung mit dem Schultergürtel bietet das Sternum der Vögel enge Anschlüsse an die entsprechenden Verhältnisse der Reptilien, und trägt die Coracoïdea in falzförmigen Vertiefungen seines Vorderrandes eingefügt.

Bei den Säugethieren erscheint das Sternum von dem der vorhergehenden Classen durch seine in der Ossification ausgesprochene Gliederung ausgezeichnet. Es setzt sich, wenn auch ursprünglich aus zusammenhängendem Knorpel gebildet, immer aus einzelnen hinter einander gereihten Knochen zusammen, die nicht selten aus paarigen Ossificationskernen entstehen und an die der Sternalplatte mancher Saurier angefügten unpaaren Stücke erinnern. Auch im Falle es aus Einem Knochen gebildet erscheint, sind im Laufe der Entwickelung jene einzelnen Abschnitte aufgetreten und die einheitliche Bildung stellt nur einen späteren Zustand vor. In seiner Gestalt treffen wir zahlreiche Abänderungen nach den grösseren Gruppen der Säugethiere.

Fig. 207.

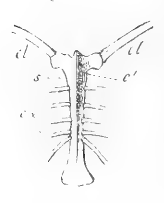
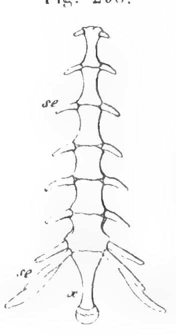


Fig. 208.



Die Beziehung zum Schultergürtel ist nicht ohne Einfluss auf den Bau des Sternums. Bei Verbindung mit Schlüsselbeinen zeichnet sich der vorderste Abschnitt durch grössere Breite aus und bildet das Manubrium. Auf der Vorderfläche dieses besonders bei den fliegenden Säugethieren sehr ansehnlichen Abschnittes kann sich zur Oberflächenvergrösserung ein leistenförmiger Vorsprung entwickeln (Fig. 207), der functionell mit der Crista der Vögel übereinstimmt. Bei fehlenden Schlüsselbeinen ist das Vorderende des Sternums meist schmal, wogegen das hintere an Breite zunimmt. Letzteres setzt sich in allen Fällen in ein medianes, häufig knorpelig bleibendes Stück (Fig. 208. *x*) fort (Processus xiphoïdes), welches sich bis in die Bauchmuskulatur erstreckt.

Fig. 207. Sternum von Vespertilio murinus. *s* Sternum. *c'* Crista. *cl* Clavicula. *c* Rippen.

Fig. 208. Sternum von Cervus capreolus. *se* Rippenknorpel. *x* Schwertfortsatz.

Episternum.

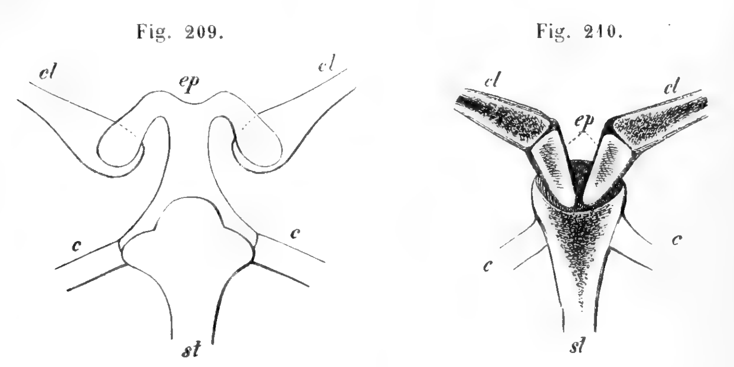
§ 307.

Mit dem Sternum erscheint in grosser Verbreitung ein besonderer Skelettheil, der wegen seiner Beziehung zum Sternum als **Episternum** bezeichnet wird, und in zwei nach Entstehung und Verbindungsweise verschiedenen Formen vorkommt.

In der einen wird das Episternum durch niemals knorpelige Knochengebilde vorgestellt, welche der ventralen Fläche des Sternum aufliegen. So erscheint es bei den **Reptilien**. Hier bildet es meistens ein kreuz- oder T-förmiges Knochenstück (Fig. 203. *t*), dessen beide Aeste die Schlüsselbeine tragen, während das Mittelstück sich dicht an das Sternum schliesst, oder sogar mit ihm verwächst (Ascalaboten). Bei den Crocodilen sind mit den Schlüsselbeinen auch die Queräste des Episternums verloren gegangen, und bei den Chamäleonten fehlt das ganze Episternum. Auch bei den Vögeln wird es vermisst.

Die zweite Gruppe der Episternalbildungen besteht aus knorpelig präformirten Skelettheilen. Die ungeschwänzten Amphibien besitzen ein hieher gehöriges Gebilde (vergl. Fig. 202. *e*) als ein durch die Coracoïdstücke vom Sternum getrenntes und vor dem Schultergürtel gelagertes Knochenstück.

Fig. 209. Fig. 210.



Bei den Säugethieren endlich bildet das Episternum stets ein Zwischenglied zwischen Sternum und Schlüsselbein. Es erscheint am vollständigsten bei den Monotremen als ein dem Sternum angefügter, in zwei seitliche Aeste auslaufender Knochen. Bei den Beutelthieren (Didelphys) bleiben die seitlichen Aeste knorpelig (Fig. 209), während

Fig. 209. Episternum mit seinen Verbindungen von einer jungen **Beutelratte**. *st* Vorderes Ende des Sternums (ossificirt). *ep* Episternum (knorpelig). *cl* Clavicula. *c* Die beiden ersten Rippen.

Fig. 210. Episternum vom **Hamster**, von der dorsalen Fläche gesehen. In den knorpeligen Episternalien befinden sich Knochenkerne. Bezeichnung wie an voriger Figur.

das Mittelstück mit dem Sternum verschmilzt, durch welche Verbindung bei Anderen eine Auflösung des Episternum herbeigeführt wird. Dann erscheinen nur die seitlichen Stücke (Fig. 210) entweder als Knorpel, oder auch als knöcherne Theile und schliessen sich dem Sternalende der Clavicula an, wofür Nagethiere und Insectivoren, sowie auch Edentaten viele Beispiele bieten. Bei den Primaten gehen diese Episternalgebilde noch weitere Rückbildungen ein, indem sie als platte, zwischen Sternum und Schlüsselbein gelagerte Knorpelstücke auftreten, welche nicht als einfache Zwischenknorpel des Sternoclaviculargelenks sondern als Rudimente eines in den niederen Abtheilungen der Säugethiere sehr ausgebildeten Apparates anzusehen sind.

Kopfskelet.

§ 308.

Der indifferente Zustand eines Kopfes bei den Acrania lässt auch kein discretes Kopfskelet unterscheiden, denn der vordere über der Athemhöhle sich hinziehende Theil der Chorda ist von dem hintern ebensowenig verschieden als der ganze dorsale Abschnitt jenes Vordertheils vom dorsalen Hintertheile des Leibes differente Verhältnisse darbietet. Sowenig aber der Kopf der Cranioten als eine absolute Neubildung gelten kann, ebensowenig kann dies von einem Kopfskelet angenommen werden, und wenn nun bei Amphioxus der vordere respiratorische Körperabschnitt dem Kopfe der Craniota potentia entspricht, so müssen auch die dort vorhandenen Skelettheile einem Kopfskelet potentia homolog sein. Dies betrifft jene Chordastrecke sammt dem von ihr aus den vordern Abschnitt des Centralnervensystems umschliessenden Gewebe, sowie das Gerüste der Athemhöhle.

Bei den Cranioten ist dieser vordere Körpertheil vom hintern nicht blos am ventralen, sondern auch am dorsalen Abschnitte different, und empfängt mit der Veränderung seines functionellen Werthes durch Beziehungen zu zahlreichen anderen Organen bedeutende Eigenthümlichkeiten, die ihn als Kopf unterscheiden lassen und ihm damit eine Superiorität über den übrigen Leib zugestehen. Er steht in Beziehung zu dem Eingange des Nahrungscanals, trägt die wichtigsten Sinnesapparate und birgt in seinem Binnenraume das Vorderende des zum Gehirne entfalteten centralen Nervensystems. Durch diese Verhältnisse wird diesem Skeletabschnitt nicht nur ein bedeutenderes Volumen, sondern auch eine sehr verschiedenartige Ausbildung einzelner Einrichtungen zu Theil.

An dem Kopfskelet sind 1) der Schädel und 2) das Visceralskelet unterscheidbar.

1) Als Schädel (Cranium) bezeichnet man den in der Fortsetzung des Rückgrates liegenden, ein Continuum bildenden Theil des Axen-

skelets, der mit ersterem eine Reihe von Einrichtungen gemein hat, indem er den Körpertheilen und oberen Bogen von Wirbeln entspricht. Dieses findet sich nicht blos in der übereinstimmenden Textur ausgedrückt, sondern auch in den Structurverhältnissen, besonders insofern sie auf das centrale und peripherische Nervensystem Bezug haben, angedeutet. Auch die Chorda dorsalis setzt sich eine Strecke weit in den Basaltheil des Craniums fort, bald dauernd, bald nur vorübergehend. Durch die Ausbildung höherer Sinnesorgane kommt dem Cranium eine weitere Bedeutung zu, sowie es auch an mannichfache, durch jene bedingte Verhältnisse formell sich anpasst. So entstehen dem Cranium theils ein- theils angelagerte Räume für die Sinnesorgane und deren Hilfsapparate. Ein hinterer Abschnitt umschliesst jederseits das Hörorgan und kann damit als Ohrkapsel unterschieden werden. Darauf folgt jederseits nach vorne zu eine die Augen beherbergende Einbuchtung (Orbita), indess am vordersten Theile Gruben oder Höhlungen zur Aufnahme des Riechorganes bestehen. Der ursprüngliche Zustand dieses Craniums ist knorpelig, er bildet das »Primordialcranium«.

2) Mit dem knorpeligen Schädel verbindet sich ein den Anfang des Nahrungscanals umschliessendes, ursprünglich gleichfalls knorpeliges Bogensystem, eine den Rippen der Wirbelsäule im Allgemeinen ähnliche Einrichtung. Die einzelnen Bogen sind verschieden gestaltet, verweisen aber sämmtlich auf eine primitive Gleichartigkeit, so dass die Mannichfaltigkeit ihrer Form aus einer aus verschiedenartigen Anpassungen hervorgegangenen Differenzirung ableitbar ist.

§ 309.

Die oben angeführten Beziehungen des Kopfskelets zur Wirbelsäule riefen Versuche hervor im ersteren eine Zusammensetzung aus einzelnen den Wirbeln gleichartigen Abschnitten zum Nachweis zu bringen, wonach das Kopfskelet nur als eine Modification der Wirbelsäule erschien. Man fand dabei wesentlich in dem Verhalten einzelner Segmente des knöchernen Schädels die Anhaltepuncte zu jener Vergleichung, die sich jedoch in dem Maasse unsicher herausstellte, als sie nur das spätere, bereits ossificirte Cranium in Betracht zog. Zudem müssen die den einzelnen 3, 4 oder 5 sogenannten »Schädelwirbeln« zugetheilten Kopfknochen als sehr verschiedenen Ursprungs gelten und stellen zum Theile sogar dem Schädel ursprünglich ganz fremde Gebilde vor.

Die Untersuchung der knorpeligen Primordialcranien niederer Wirbelthiere besonders mit Bezugnahme auf die aus dem Cranium tretenden Nerven lehrt nun, dass am Kopfskelete allerdings noch Spuren einer ursprünglichen Zusammensetzung den Wirbeln homodynamer Metameren erkennbar sind, aber ebendadurch wird dargethan dass diese Metamerie des Craniums mit der am knöchernen Cranium theilweise bestehenden Segmentirung in keiner Weise congruent ist.

Diese andere Auffassung gründet sich vorzüglich auf folgende Verhältnisse:

1) Es ist nachweisbar, dass die Bogen des Visceralskelets dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen.

2) Zwischen den Visceralbogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine Homodynamie zu erkennen, folglich wird

3) das Cranium einem Abschnitte der Wirbelsäule entsprechen müssen, der ebenso viele Wirbel begreift als Visceralbogen an ihm vorkommen.

4) Am Cranium selbst besteht eine Reihe von wichtigen Uebereinstimmungen mit der Wirbelsäule.

a) Die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis durchsetzt einen Abschnitt des Craniums in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule.

b) Sämmtliche an diesem Abschnitte austretende Nerven verhalten sich homodynam mit Rückenmarksnerven.

c) Die Verschiedenheiten, welche das Cranium von der Wirbelsäule besitzt, sind als Anpassungen an gewisse ausserhalb des Cranium entstandene Einrichtungen, somit als erworbene Zustände erklärbar. Sie lassen also einen Befund voraussetzen, in welchem das Cranium noch nicht jene Eigenthümlichkeiten besass, somit noch nicht von der Wirbelsäule different war.

5) Die Differenzirung des Craniums besteht also wesentlich in der Concrescenz einer Summe von Wirbeln, (wie solche Concrescenzen auch an der Wirbelsäule vorkommen) und der Modification des so continuirlich gewordenen Abschnittes durch theils von aussen her, theils von innen her (durch die Entfaltung des Gehirnes) wirkende umgestaltende Einflüsse.

6) Da nur an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Craniums das Verhalten der Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmend nachgewiesen werden kann, ist nur dieser Abschnitt von Wirbeln ableitbar, und diesem gehört zugleich das Visceralskelet an. Dieser Theil des Craniums ist somit als vertebraler von dem vordern oder evertebralen zu sondern, der keine Beziehungen zu Wirbeln erkennen lässt, und wohl eine secundäre, vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung vorstellt.

Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel ist bis jetzt in ihrem Minimum auf 9 bestimmbar, womit nicht ausgeschlossen ist, dass sie sogar noch viel beträchtlicher war. Mehrfache, auf eine stattgefundene Rückbildung von Visceralbogen verweisende Thatsachen im Gebiete der Verbreitung wie der Ursprungsverhältnisse der Nerven bei niederen Cranioten verweisen auf jene Annahme. Nicht minder steht hiermit das Verhalten von Amphioxus in Einklang, wo noch eine beträchtliche Summe von Visceralbogen fortbesteht. Der ganze längs des Vis-

ceralskelets sich erstreckende Abschnitt des primitiven Rückgrates bei Amphioxus würde also dem bei den Cranioten ins Cranium übergegangenen Abschnitt des Axenskelets homolog zu erachten sein.

Schädel.

§ 309a.

Die Schädelbildungen der Cranioten sondern sich in zwei sehr weit von einanderstehende Abtheilungen. Bei der einen ist das oben erwähnte innere Visceralskelet ausgebildet und zeigt seine vordersten Abschnitte zu Kiefertheilen gestaltet, die durch directe oder indirecte Verbindung mit dem Cranium dasselbe in seiner Gestaltung beeinflussen. Die Gnathostomen bieten in dem Besitze dieser Verhältnisse Zeugnisse gemeinsamer Abstammung. Die andere Form ist bei den Cyclostomen repräsentirt, die durch den Mangel jenes Visceralskelets und seiner Derivate sich auszeichnen.

Die Chorda setzt sich in eine das Gehirn umschliessende Kapsel fort, welche im Vergleiche zu den übrigen dem Schädel zuzurechnenden Skelettheilen beträchtlich klein erscheint. Bei Petromyzon sind dieser Kapsel (Fig. 211. *d*) seitlich zwei das Gehörorgan aufnehmende Ausbuchtungen (Gehörkapseln) (*f*) angefügt, unter welchen zwei divergirende, dann bogenförmig nach vorne verlaufende Spangen entspringen. Diese verbinden sich vorne mit einem von der Hirnkapsel ausgehenden Fortsatze. Dem vorderen oberen Theile der letzteren sitzt eine unpaare, bei Myxinoïden und Petromyzonten sehr verschieden gestaltete Nasenkapsel (*g*) auf, und unter dieser entspringt bei letzteren eine breite Knorpelplatte, welche einen complicirten, zum Theile aus unpaarigen Knorpeln bestehenden, die Mundöffnung von oben her umschliessenden Apparat (*i. k. l. m*) als festen Rahmen des Gaumen-Schlundgewölbes unter sich gelagert hat. Nach hinten setzt sich die Schädelkapsel in das Rückgrat fort, auf dessen Seite vom Basaltheile des Schädels bei den Petromyzonten sich noch ein Paar Knorpelleisten erstreckt.

Fig. 211.

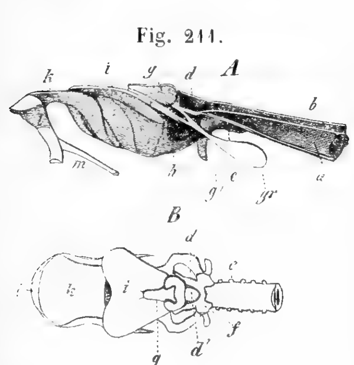


Fig. 211. Schädel und Anfang der Wirbelsäule von Petromyzon marinus. *A* Senkrechter Längendurchschnitt. *B* Ansicht von oben. *a* Chorda dorsalis. *b* Rückgratcanal. *c* Rudimente von Bogenstücken der Wirbel. *d* Knorpeliges Schädelgewölbe. *d'* Membranöser Theil des Schädelgewölbes. *e* Basis cranii. *f* Gehörkapsel. *g* Nasenkapsel. *g'* Nasengaumengang. *gr* Blindes Ende desselben. *h* Fortsatz des knöchernen Gaumens. *i* Hintere Deckplatte des Mundes. *k* Vordere Deckplatte. *l* Lippenring. *m* Anhang desselben. (Nach J. MÜLLER.)

§ 310.

Die zweite Form des Schädels wird durch die Verbindung mit einem die Mundöffnung umschliessenden Skeletapparate ausgezeichnet, der, aus einem Visceralbogen hervorgegangen, sich in verschiedenem Maasse mit dem Schädel verbindet, so jedoch, dass in allen Fällen ein unterer Abschnitt als Unterkiefer in freier Beweglichkeit bleibt (Gnathostomen).

Dieser Visceralbogen ist in zwei als Kiefer fungirende Stücke differenzirt, von denen das obere als Palato-Quadratum bezeichnet wird, während das mit diesem articulirende untere Stück als Unterkiefer erscheint. Das Palato-Quadratum articulirt mit der Schädelbasis, setzt sich aber bei horizontaler Ausdehnung auch nach hinten mit dem zweiten Visceralbogen in Zusammenhang, dessen oberes Stück gleichfalls mit dem Schädel beweglich verbunden ist. Den untern Abschnitt dieses Bogens bildet das Zungenbein. Indem jenes erste Stück des zweiten Bogens häufig bedeutender sich entwickelt, gewinnt es den Anschein eines Trageapparates der beiden aus dem ersten Bogen hervorgegangenen primitiven Kiefertheile, und wird als Hyomandibulare bezeichnet. Vor dem Kieferbogen liegen Knorpelstücke in Ober- und Unterlippe eingebettet, die vielleicht als Rudimente anderer Visceralbogen zu deuten sind (Lippenknorpel).

Die vom Visceralskelete in engere Beziehung zum Schädel tretenden Theile sind also folgende:

1) Der vordere Labialknorpel (Fig. 212. *a*), aus dem oberen Abschnitte eines ersten Bogens bestehend.

2) Der hintere Labialknorpel, aus einem oberen und unteren Abschnitte zusammengesetzt (*b*, *c*).

3) Der Kieferbogen (*I*), wiederum aus zwei Stücken gebildet, dem oberen — Palato-Quadratum — (*o*) und dem unteren — Unterkiefer — (*u*).

4) Der Zungenbeinbogen (*II*), von dem nur das obere Stück, (Hyomandibulare) nähere Beziehungen zum Schädel eingeht.

An sämmtlichen Bogen des Visceralskeletes — mit Ausnahme der Labialknorpel — finden sich einzelne nach hinten gerichtete Knorpelstäbchen angereiht, welche die Kiementaschen stützen, und als Kie-

Fig. 212.

Fig. 212. Schädel und Visceralskelet eines Selachiers (Schema). *occ* Occipitalregion. *la* Labyrinthwand. *orb* Augenhöhle. *eth* Ethmoïdalregion. *n* Nasengrube. *a* Erster, *b*, *c* zweiter Lippenknorpel. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt des Kieferbogens *I*. *II* Zungenbeinbogen. *III—VIII* (1—6) Kiemenbogen.

menstrahlen bezeichnet werden. Sie gehen vielfache Modificationen ein und treffen sich am Palato-Quadratum in beschränkter Zahl in der Wand des eine rudimentäre Kiementasche vorstellenden Spritzloches (Spritzlochknorpel).

Während wir diese Theile des Visceralskelets mit dem Schädel zu betrachten haben, werden die übrigen Bogen (*III—VIII*) des Visceralskelets weiter unten (§. 323) vorgeführt.

Das geschilderte Verhalten des Kopfskelets treffen wir bei den Selachiern entfaltet. Alle Theile bestehen aus Knorpel, der in der Regel eine dünne verkalkte Schichte als Ueberzug hat, aber niemals verknöchert. An der knorpeligen Schädelkapsel machen sich einzelne Regionen bemerkbar. Der vorderste Abschnitt bildet die Ethmoïdalregion. An ihre Unterfläche lagert jederseits eine die Riechschleimhaut tragende Grube (Nasengrube). Zwischen denselben sendet der Schädelknorpel häufig einen Fortsatz (Rostrum) nach vorne. Der darauf folgende etwas schmalere Abschnitt bildet mit seinen Vertiefungen die Orbitae, welche von oben und von hinten her von einem Knorpeldache überragt werden können. Endlich sehen wir den breitesten Theil den hinteren Abschluss der Kapsel bilden. Er umschliesst seitlich das Ohrlabyrinth und geht an der hinteren Fläche in die Hinterhauptregion über, welche bei manchen Haien sogar continuirlich in die Wirbelsäule sich fortsetzt (Notidani).

Sowohl Palato-Quadratum als Unterkiefer sind mit zahntragender Schleimhaut bedeckt. Dem Palato-Quadratum ist hinten das Hyomandibulare angefügt, um entweder direct ins untere Stück des Zungenbeinbogens sich fortzusetzen (Notidani) oder gegen dasselbe eine freiere Beweglichkeit zu besitzen. Das Hyomandibulare gewinnt so unter den Haien eine grosse Ausbildung, und indem es allmählich Verbindungen mit dem Unterkiefer eingeht, wird es zu einer Art von Kieferstiel. Das Hyoïdstück erscheint dann nicht mehr als die Fortsetzung des Hyomandibulare, und verliert endlich bei den Rochen sogar die Verbindung mit demselben, so dass dieses dann ausschliesslich die Kieferstücke trägt.

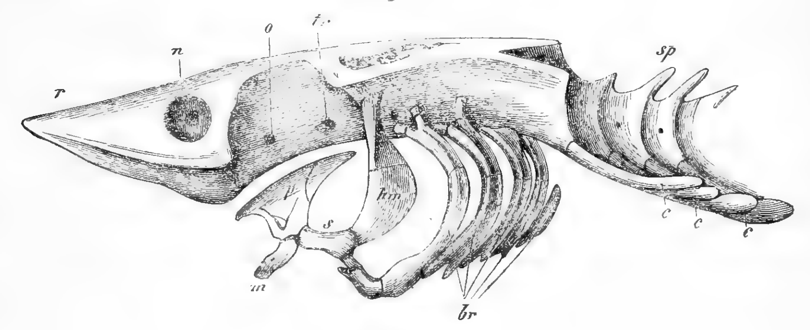
Von diesem Verhalten weicht der Schädel der Chimären ab, dessen wesentlichste Modification in einer continuirlichen Verbindung der Palato-Quadratstücke mit dem Knorpelcranium besteht, so dass einzig das mit einem Fortsatze des Craniums articulirende Unterkieferstück beweglich ist. Auch der zum Theile ossificirte Schädel von Lepiposiren bietet ähnliche Zustände.

§ 314.

Unter den Ganoïden zeichnen sich die Störe durch die Fortdauer des primitiven Knorpelcraniums aus. Es verhält sich im Wesentlichen jenem der Selachier gleich, hat aber bereits Verbindungen mit Knochen empfangen. Ein grosser Knochen deckt die Basalfläche des Craniums

und erstreckt sich weit nach hinten auf den mit dem Cranium verschmolzenen Abschnitt der Wirbelsäule. Man bezeichnet ihn als Para-





sphenoïd. Vorne wird er theilweise vom Schädelknorpel umwachsen, aus dem er jedoch weiter nach vorne wieder zur Oberfläche des Craniums tritt.

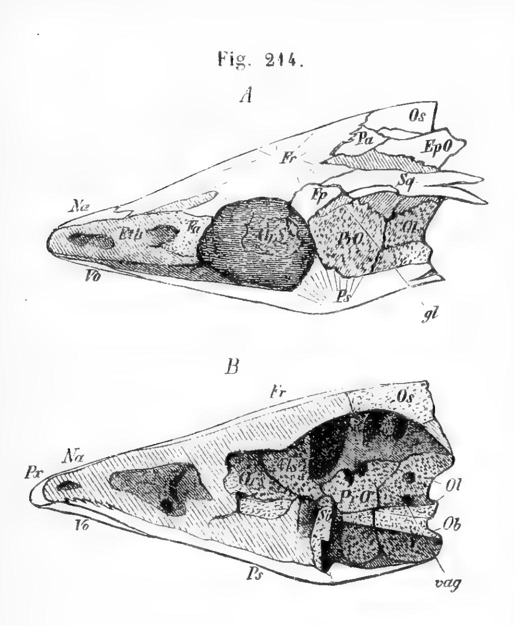
Ebenso sind am Schädeldache Knochenplatten vorhanden, die, im Integumente entstanden, mit den übrigen Hautknochen übereinstimmen, jedoch in ihren Hauptstücken dasselbe Verhalten wie die Knochen des Schädeldaches der Teleostier darbieten. Hautknochen treten also hier in Zusammenhang mit dem Primordialcranium, und diese Verbindung erhält sich von nun an durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere (vergl. oben S. 428). Auch der Kieferapparat bietet mit Erhaltung der mit jenem der Selachier übereinstimmenden Form Ossificationen dar. Das Palato-Quadratum (*p*) ist ganz vom Schädel abgelöst und besitzt, wie auch das Unterkieferstück (*m*), Knochenbelege. Ein knöcherner Ueberzug ist auch an einem Abschnitte des Hyomandibulare (*Hm*) vorhanden, welches wieder einen Kieferstiel vorstellt.

Bei den übrigen Ganoïden wie bei den Teleostiern sind die bei den Stören vorhandenen Zustände in grösserer Differenzirung zu treffen. Die Anlage des Schädels liefert ein knorpeliges Primordialcranium, an welchem knöcherne Theile in Form von Belegknochen auftreten. Die Knochen des Schädeldaches und des grössten Theils der Basalfläche verbleiben stets in diesen Beziehungen, wogegen die der Seitentheile sich allmählich an die Stelle des Knorpels setzen. Bei vielen Teleostiern erhalten sich ansehnliche Reste des Primordialcraniums, bald am Schädeldache (z. B. bei Salmonen, Esox u. a.),

Fig. 213. Kopfskelet von Acipenser sturio nach Entfernung der Deckknochen. *r* Rostrum. *n* Nasenhöhle. *o* Opticusaustrittsstelle. *tr* Trigeminusaustrittsstelle. *sp* Dornfortsätze des vorderen mit dem Cranium verschmolzenen Abschnittes der Wirbelsäule. *p* Palato-Quadratstück. *m* Mandibel. *Hm* Hyomandibulare. *s* Symplecticum. *br* Kiemenbogen. *c* Rippen.

bald, und dies ist der häufigere Fall, nur in der Ethmoïdalregion. Auch zwischen den ossificirten Theilen des Primordialcraniums bestehen häufig Knorpelmassen fort.

Bezüglich der einzelnen Knochenstücke zerlegen wir das Primordialcranium in die bereits oben unterschiedenen Regionen. Die Occipitalregion wird aus vier Knochenstücken zusammengesetzt. In unmittelbarer Fortsetzung der Wirbelkörper findet sich das Occipitale basilare (Fig. 214. A. *Ob*). Es besitzt eine mit der Chorda gefüllte hintere Concavität, die der vorderen Concavität des ersten Wirbelkörpers entspricht. Nicht selten bestehen sogar Nahtverbindungen mit diesem Wirbel. Seitlich schliessen sich die Occipitalia lateralia (*Ol*) an, welche immer den grössten Theil des Hinterhauptloches umgrenzen, und es häufig nicht blos oben, sondern auch unten abschliessen, so dass das Occipitale basilare von der Umgrenzung verdrängt wird (z. B. bei Cyprinus). Von oben her fügt sich zwischen die Occipitalia lateralia das Occipitale superius (*Os*), nach vorne zu zwischen die Deckknochen des Schädels fortgesetzt, und meist durch eine ansehnliche senkrecht stehende Leiste ausgezeichnet, die sich der Reihe der oberen Dornfortsätze der Wirbelsäule anschliesst.

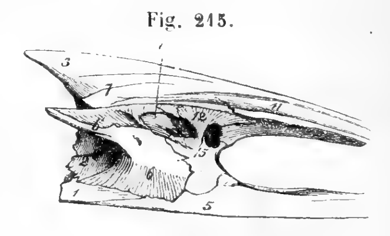


Der folgende Abschnitt bildet den wenigstens theilweise das Labyrinth umschliessenden Theil, wonach auch die bezüglichen Knochen von Huxley bezeichnet wurden. Das beständigste und damit wichtigste Petrosum oder Prooticum enthält die Durchtrittsstelle für den Nervus trigeminus, oder begrenzt sie doch von hinten her. Es reicht bis zu dem Basaltheile des Schädels und kann sich da auch mit

Fig. 214. Schädel von Salmo Salar. *A* Seitliche Ansicht. *B* Senkrechter Medianschnitt. Die knorpeligen Theile des Primordialcraniums sind schraffirt, die aus dem Primordialcranium entstandenen Knochen punctirt dargestellt. Die Belegknochen sind ohne besondere Auszeichnung. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occ. laterale. *Os* Occ. superius. *Sq* Squamosum. *EpO* Epioticum. *PrO* Prooticum *Sb* Sphenoïdale basilare. *Als* Alisphenoïd. *OrS* Orbitosphenoïd. *Fa* Frontale anterius. *Fp* Frontale posterius. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoid. *Vo* Vomer. *Px* Praemaxillare. *gl* Gelenkfläche für das Hyomandibulare. *Eth* Ethmoïdalknorpel. *vag* Austrittsöffnung des Nervus vagus.

dem anderseitigen innerhalb der Schädelhöhle verbinden. Ein zweites Stück bildet das Occipitale externum oder Epioticum, welches oben an die Occipitalia lateralia angeschlossen, meist einen Schädelvorsprung vorstellt (Fig. 215). Ein drittes, Intercalare oder Opisthoticum liegt meist seitlich vor dem Occipitale laterale, und erscheint ausserordentlich variabel. Häufig ist es klein (Esox) oder fehlt sogar, zuweilen aber ist es ein sehr ansehnlicher Theil des Schädels (Gadus, Fig. 215. *b*). Da dieses Stück in den meisten Fällen gar keine Beziehungen zum Labyrinth besitzt, sowie letzteres auch sehr häufig noch andere Knochen des Schädels für sich in Anspruch nimmt, z. B. die Occ. lat., können engere Beziehungen dieser Knochen zum Labyrinthe nicht wohl aufrecht erhalten werden. Endlich gehört dieser Region noch ein vierter Knochen an, der als äusseres Belegstück des Primordialcraniums auftritt, aber allmählich mit dem letzteren sich inniger verbindet. Er liegt über dem Intercalare und bildet meist einen nach hinten und seitlich ausgezogenen Fortsatz. Wir bezeichnen dieses an der Verbindungsstelle mit dem Hyomandibulare betheiligte Stück als Squamosum (Fig. 214. *A. Sq*).

Fig. 215.



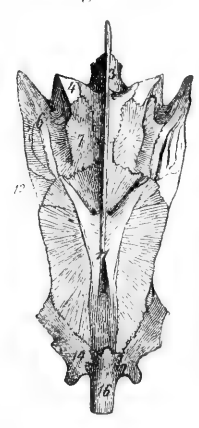
An dem weiter nach vorne folgenden Abschnitte des Craniums sind in der Ausbildung der Knochen bedeutende Verschiedenheiten bemerkbar, die mit dem Ausdehnungsgrad der Schädelhöhle in Zusammenhang stehen. Erstreckt sich nämlich der Raum der Schädelhöhle weiter noch vorne, so entspricht dem eine grössere Vollständigkeit der Wandungen des Primordialcraniums, als wenn ein kürzerer Abschluss jenes Raumes eine Verkümmerung seiner Wandungen und eine theilweise Substitution derselben durch membranöse Gebilde hervorruft. Durch letzteren Umstand können in der ganzen Orbitalregion die Seitenwände des Craniums reducirt sein, an den Seiten der Schädelhöhle gelagerte Theile kommen vor dieselbe zu liegen, und zwischen den Orbiten finden sich entweder nur die unmittelbar mit einander verbundenen früher paarigen Wandstücke des Craniums, die jetzt die Schädelhöhle von vorne schliessen, oder es sind häutige Interorbitaltheile an die Stelle der knorpeligen getreten.

Als Ossificationen dieses Abschnittes erscheinen seitliche Theile, und zwar ein hinteres und ein vorderes Paar. Das hintere Paar bildet das Ali-Sphenoïd (Sphenoïdale laterale posterius), das vordere das Orbito-Sphenoïd (Sphen. later. anter.). Bei Ganoïden (Amia) er-

Fig. 215. Hinterer Abschnitt eines Craniums von Gadus (seitliche Ansicht). 1 Occipitale basilare. 2 Occ. laterale. 3 Occ. superius. 5 Parasphenoïd. 6 Opisthoticum. 6′ Squamasum. 7 Epioticum. 15 Prooticum. 12 Postfrontale. 11 Frontale. *c* Einlenkestelle für das Hyomandibulare.

scheinen sie von einander getrennt. Auch bei manchen Teleostiern bleibt dieses Verhalten, bei Anderen treten die beiderseitigen Stücke unter einander am Boden der Schädelhöhle zusammen, und diese am häufigsten am Orbitosphenoïd auftretende Vereinigung führt zu einer Verschmelzung, so dass die beiden Orbitosphenoïdea dann nur durch einen medianen Knochen dargestellt werden. Endlich können sie bei noch weiterer Rückbildung des Craniums auch durch häutige Theile vertreten sein. An der Basis dieses Abschnittes erscheint zuweilen ein aus dem Knorpel des Primordialcraniums hervorgegangenes Basisphenoïd als ein meist unansehnlicher Knochen, der oben mit dem Alisphenoïd in Verbindung steht. Beim Bestehen eines die Schädelbasis von der Orbita her schräg nach hinten durchsetzenden Augenmuskelcanals ist jener Knochen besonders unansehnlich, und bildet einen Pfeiler zwischen den beiderseitigen hinter ihnen sich vereinigenden Canälen. Nicht selten scheint er ganz zu fehlen. An der Grundfläche erstreckt sich längs des Primordialcraniums das mächtige Parasphenoïd (Fig. 215. *Ps*, 5), welches sich hinten mit dem Basioccipitale durch Naht verbindet.

Fig. 216.



Am Dache dieses Abschnittes erhält sich das Primordialcranium nur selten vollständig; in der Regel bietet es eine ansehnliche, von den Deckknochen des Knorpelcraniums überlagerte Lücke. Hier treten zunächst der Hinterhauptregion zwei Parietalia (Fig. 216. 7) auf, die zuweilen durch einen vordern Fortsatz des Occip. superius (3) von einander getrennt sind. Vor ihnen liegen die Frontalia, welche häufig durch ein einziges Stück (Frontale principale (11) vertreten sind. Seitlich davon erstrecken sich die beiden Postfrontalia (12) bis zum Squamosum, und betheiligen sich an der Gelenkverbindung mit dem Hyomandibulare.

In der Ethmoïdalregion des Primordialcraniums besteht ein mittleres Stück und zwei ihm seitlich angeschlossene Stücke, die wir als Ethmoïdalia bezeichnen, und in ein medium (16) und lateralia (14) (Frontalia anteriora Cuvier) unterscheiden. Die letzteren bilden die Unterlage der Nasenkapseln. Sehr häufig erhält sich das Mittelstück der Ethmoïdalia knorpelig. Als Belegstück der Grundfläche der Ethmoïdalregion erscheint der Vomer, der nach hinten mit dem Parasphenoïd in Verbindung steht. Paarig ist er bei Ganoïden zu finden.

Fig. 216. Schädel eines Gadus von oben. 3 Occipitale superius. 4 Epioticum. 6 Squamosum. 7 Parietale. 11 Frontale medium. 12 Frontale posterius. 14 Ethmoidale laterale. 16 Ethmoidale medium.

§ 312.

Der Kieferapparat der Selachier erhält sich bei den Ganoïden (mit Ausschluss der Störe) und Teleostiern nur theilweise, indem an seine Stelle knöcherne Gebilde treten. Eine neue Complication entsteht durch die Verbindung des Hyomandibulare mit den aus dem Palato-Quadratknorpel hervorgegangenen Knochen. Dabei lassen sich die ursprünglichen Verhältnisse aus der embryonalen Beschaffenheit leicht erkennen, und aus den Einrichtungen der Selachier ableiten, so dass wir auch hier die dort unterschiedenen Theile zum Ausgange nehmen können. Es werden also auch hier das Palato-Quadratum als ein die Orbita unten bogenförmig umschliessendes, vorne an das Cranium befestigtes Stück, dann das Unterkieferstück als Differenzirungen eines ersten Visceralbogens (Kieferbogen), endlich das mit dem hinteren Ende des Palato-Quadratum verbundene obere Ende des zweiten Visceralbogens zu unterscheiden sein. Als eine nicht unwesentliche Differenz im Vergleiche zu den Selachiern ist das Getrenntbleiben der vordern Enden der beiderseitigen Palato-Quadrata anzuführen. Während sie dort — und auch noch bei den Stören — durch Ligament verbunden, aneinander stiessen, sind sie bei den übrigen Ganoïden und den Teleostiern gleich von vornherein der Seite des Primordialcraniums angelagert, durch die mit ihrer Basalfläche in die Umgrenzung der Mundhöhle eintretende Ethmoïdalregion von einander getrennt.

Das Hyomandibulare (Fig. 217. *Hm*) bildet fast stets einen ansehnlichen Knochen, der mit Squamosum und Postfrontale an der Seite des Craniums articulirt (Fig. 214. *A. gl*). Ein von ihm abgegliedertes, bei den Selachiern durch einen Fortsatz dargestelltes, bei den Stören (Fig. 213. *s*) bereits selbständiges Stück bildet das Symplecticum, an dessen Verbindungsstelle mit dem vorigen sich der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens inserirt.

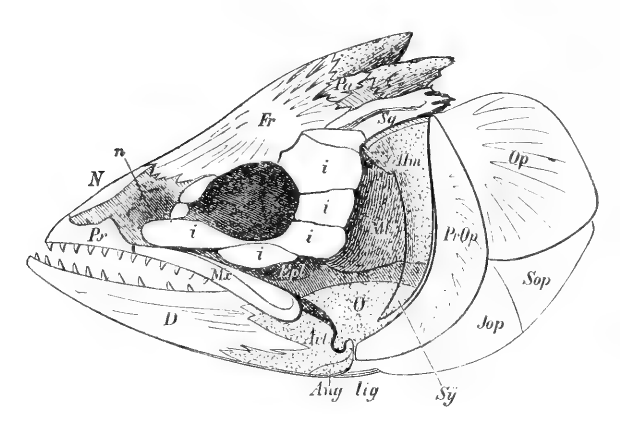
Das Symplecticum (*Sy*) schiebt sich als ein meist dünner Knochen an die Innenfläche des hinteren Endes des Palato-Quadratknorpels. Aus letzterem geht das Quadratum (*Q*) hervor, welches das Unterkiefergelenk trägt. An das Quadratum fügt sich nach vorne das im Winkel gebogene Ektopterygoïd (*Ept*) und zwischen diesem und dem Hyomandibulare und Quadratum findet sich ein platter, meist viereckiger Knochen als Metapterygoïd (*Mt*). Vor dem Ektopterygoïd, und zwar in medianer Lagerung findet sich das Entopterygoïd, und aus dem vordersten Ende des Palato-Quadratknorpels geht endlich das Palatinum hervor, welches sich dem Schädel meist beweglich verbindet.

Vor dem Palatinum liegen noch zwei nicht durch Knorpel vertretene Stücke, von denen das hintere meist mit dem Palatinum verbundene, Maxillare (Fig. 217. *Mx*), das vordere Praemaxillare (*Px*) benannt ist. Sie erscheinen als neue Theile, die von nun an eine be-

deutende Rolle spielen. Es wird aber in hohem Grade wahrcheinlich, dass die beiden oberen Lippenknorpel der Selachier die Grundlage für



Fig. 217.



jene Knochen abgaben. In Umfang und Verbindungsweise verhalten sich diese beiden Kieferknochen sehr verschieden. Bald sind sie selbständig beweglich, sogar vorstreckbar, bald schmiegen sie sich fester dem Schädel an. Das letztere gilt besonders für das Praemaxillare, welches häufig dem vordersten Theile der Ethmoïdalregion fest verbunden ist. Beide begrenzen die Mundöffnung, doch kann bei längerer Gestaltung des Praemaxillare der Oberkieferknochen davon ausgeschlossen werden, sowie auch wieder die Verkümmerung des Praemaxillare dem Maxillare einen überwiegenden Antheil an jener Beziehung verleiht.

Am Unterkiefer erhält sich die knorpelige Anlage als Meckel'scher Knorpel am vollständigsten. An ihr entsteht ein vorderes, den Knorpel von aussen her scheidenartig umfassendes Stück, als Dentale (*D*). Aus dem Gelenktheil des Knorpels bildet sich das Articulare (*Art*) und unter diesem bleibt ein Theil des Knorpels erhalten, der selbstständig ossificirend das Angulare (*Ang*) vorstellt. An der Innenfläche des so zusammengesetzten knöchernen Unterkiefers entsteht als Belegstück des Knorpels zuweilen noch ein besonderer Knochen, das Operculare.

Fig. 217. Seitliche Ansicht des Kopfskelets von Salmo salar. (Vergl. Fig. 214. *A*.) *Fr* Frontale. *N* Nasale. *n* Nasengrube. *Pa* Parietale. *Sq* Squamosum. *i i i i* Infraorbitalknochen. *Hm* Hyomandibulare. *Sy* Symplecticum (dieser Knochen ist als von aussen sichtbar dargestellt). *Mt* Metapterygoïd. *Ept* Ektopterygoïd. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Art* Articulare. *Ang* Angulare. *D* Dentale. *Op* Operculum. *PrOp* Praeoperculum. *Sop* Suboperculum. *Jop* Interoperculum. *lig* Band vom Interoperculum zum Angulare des Unterkiefers.

§ 313.

Von den in Zusammenhang mit dem Kieferapparate stehenden, jedoch mit ihm nicht ursprünglich verbundenen Skelettheilen nimmt das bei Ganoïden und Teleostiern entwickelte Skelet des Kiemendeckels eine hervorragende Stelle ein. Bei den Selachiern finden sich an Stelle dieses knöchernen Skelets knorpelige, zuweilen verzweigte Stücke, beiden Theilen des Zungenbeinbogens als Kiemenstrahlen ansitzend. Von diesen Gebilden sind bei den Teleostiern die dem Hyomandibulare zukommenden verschwunden, dagegen treffen wir knöcherne Theile an ihrer Stelle und dürfen annehmen, dass diese, soweit sie mit Theilen des Zungenbeinbogens in directer Verbindung stehen, aus den Kiemenstrahlen der Selachier hervorgingen, indess die anderen indifferentere Hautknochen vorstellten. Diese Opercularknochen umschliesst eine gemeinsame über die dahinter liegenden Kiemenspalten sich erstreckende Membran.

Bei den Stören tritt zuerst ein Knochen, das Operculum auf, dem sich bei den übrigen Ganoïden wie bei Teleostiern andere anfügen (Fig. 217). An dem Verbindungsknorpel zwischen Hyomandibulare und Symplecticum nimmt ein zweiter Knochen seine Entstehung, das Praeoperculum (*Pr Op*). Häufig verbindet es sich inniger mit den genannten Theilen des Kieferstiels (z. B. bei Welsen) und dehnt sich längs desselben aus. Nach hinten vom Praeoperculum folgt das Suboperculum (*Sop*) unter dem meist grossen Operculum gelagert, dann als unterstes Stück das Interoperculum (*Jop*), welches meist durch ein Band mit dem Unterkiefer in Zusammenhang steht.

Als accessorische nur auf die Fische beschränkte Knochen treten mannichfache aus Theilen des Hautskelets gebildete Stücke auf, von denen die Infraorbitalia die ansehnlichsten sind (vergl. Fig. 217. *iiii*). Sie bilden eine den unteren Orbitalrand bogenförmig umziehende Reihe, in der das hinterste Stück an das Postfrontale, das vorderste an das Ethmoïdale laterale sich anschliesst. Eine ansehnliche Grösse erreichen sie bei den Cataphracten (Trigla), wo sie mit dem Praeoperculum innig verbunden den Oberkiefergaumenapparat bedecken, und zugleich mit dem Kieferstiel bewegt werden.

Auch die als Nasalia der Fische bezeichneten, nahe am Rande der Nasengrube liegenden Stücke gehören wegen ihrer Unbeständigkeit hierher, und ebenso noch manche andere als Modificationen von Schuppen mit dem sogenannten Schleimcanalsysteme in Verbindung stehende Stücke. Diese Beziehungen zu den sogenannten Schleimcanälen besitzen auch andere oberflächlich gelagerte Knochen, wie z B. fast sämmtliche Deckknochen des Craniums, die dadurch ihre Entstehung aus Knochen des Integuments auch noch später beurkunden.

§ 314.

Der Schädelbau der Amphibien schliesst sich in vielen Stücken an jenen der Fische an, bietet aber doch beträchtliche Eigenthümlichkeiten. Das Primordialcranium ist bedeutend entwickelt und persistirt zum grossen Theile unverändert unter den es überlagernden Deckknochen fort. Doch verliert es als Schädelkapsel sehr häufig seine Decke und auch noch den Boden, indem oben und unten Lücken im Knorpel entstehen.

Mit dem Primordialcranium in unmittelbarer Verbindung steht das Palato-Quadratum, welches sich hinten an die Ohrkapsel des Schädels anfügt, und nach vorne, die Orbiten im Bogen umziehend, entweder frei ausläuft (z. B. bei Urodelen), oder in der Ethmoïdalregion sich dem Cranium verbindet. Hinten und seitlich trägt es das Kiefergelenk.

Durch die engere Verbindung mit dem Palato-Quadratum werden dem Primordialcranium dieselben knöchernen Theile hinzugefügt, die wir bei den Fischen an ersterem entstehen sehen, und dadurch wird das Primordialcranium nicht unwesentlich modificirt.

Fig. 218.

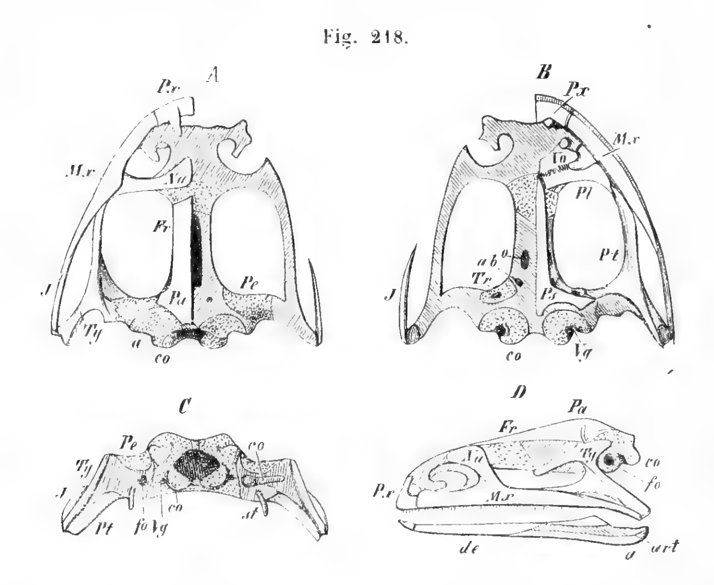


Fig. 218. Schädel des Frosches. *A* von oben, *B* von unten, *C* von hinten, *D* in seitlicher Ansicht.

In *A* und *B* sind von der rechten Hälfte des Craniums die Deckknochen entfernt, so dass das Primordialcranium mit seinen Ossificationen vollständig sichtbar wird, in *A* mit der Lücke am Dache der Schädelhöhle. *Pa*, *Fr* Parieto-Frontale, *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoid. *Ty* Tympanicum. *Pt* Pterygoid. *Pl* Palatinum. *Vo* Vomer. *J* Jugale. *Mx* Maxillare. *Px* Prämaxillare. *a* Occipitale laterale. *Pe* Petrosum. *co* Condylus occipitalis. *Co* Columella. *fo* Fenestra ovalis. Austrittslöcher von Nerven: *o* Opticus. *ab* Abducens. *Tr* Trigeminus. *Vg* Vagus. Am Unterkiefer: *de* Dentale. *a* Angulare. *art* Articulare.

Aus dem Primordialcranium geht ähnlich wie bei den Dipnoï nur eine geringe Anzahl von Knochen hervor. In der Hinterhauptsregion bestehen nur Occipitalia lateralia (Fig. 218), welche das Hinterhauptsloch bis auf einen schmalen oberen und unteren medianen Knorpelstreif umschliessen. Jedes von ihnen bildet einen Condylus occipitalis (*co*) zur Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule. Die folgende Region der Gehörkapsel bildet bedeutende seitliche Vorsprünge, welchen noch weiter nach aussen der hintere Abschnitt des Palato-Quadratum angefügt ist. Der vordere Theil dieses Abschnittes besitzt eine dem Petrosum der Fische entsprechende Ossification. Sie birgt nur den vordern Theil des Labyrinthes, dessen hinterer Abschnitt vom Occipitale laterale umschlossen wird und lässt den Trigeminus durchtreten. Zuweilen finden sich Spuren eines Occipitale externum. Eine Fenestra ovalis bildet an der Labyrinthregion eine Durchbrechung, welche von einem mit dem zweiten Visceralbogen in Verbindung stehenden Knochenstückchen bedeckt wird.

Die Ethmoïdalregion zeigt im vordern Abschnitte theilweise Ossificationen von verschiedener Ausdehnung. Bald ergreifen sie nur die Seitenwand des Craniums (z. B. bei Siredon), bald fliessen sie oben und unten zusammen und stellen so ein ringförmiges Knochenstück her, welches Cuvier »Gürtelbein« genannt hat. Dieser Knochen kann in die Ethmoïdalregion übergreifen und bis zum Grunde der Nasenkapseln dringen.

Als Deckstücke dieses Abschnittes finden sich paarige Scheitelbeine und vor diesen die Stirnbeine. Scheitel- und Stirnbeine verschmelzen bei Einigen (Frösche) untereinander und bilden jederseits ein Parieto-Frontale (*Pa Fr*). Vor diesem, häufig durch die Stirnbeine von einander geschieden, liegen die Nasalia (*Na*), die, entsprechend der grösseren Entwickelung der Nasenhöhlen im Vergleich zu den Fischen, hier zum ersten Male als beständige Stücke vorkommen. An der Schädelbasis finden wir als Deckknochen noch das Parasphenoïd (*Ps*) in gleichem Verhalten wie bei den Fischen, und vor diesem in der Ethmoidalregion einen paarigen als Vomer gedeuteten Knochen (*vo*).

§ 315.

Bezüglich des als Kieferstiel fungirenden Palato-Quadratum treten einfachere Zustände als bei den Fischen auf. Der ganze Abschnitt erhält sich zum grossen Theile knorpelig und in derselben Beschaffenheit bleibt der von ihm aus nach vorne gehende, die Orbita umziehende Bogen, der bald nur einen Fortsatz vorstellt, bald an der Ethmoïdalregion zum Abschlusse kommt. Bei manchen tritt das Palatoquadratum in einen vorderen und hinteren Abschnitt geschieden auf (Triton). Im Ende des Kieferstiels zeigt sich meist eine dem Quadratum der Fische gleichwerthige Verknöcherung. Die Verbindung dieses Theiles mit dem

Cranium ist keine vollständige, denn am untern Theile findet sich (z. B. bei Rana) zwischen ihm und der Schädelkapsel eine deutliche Articulationsfläche vor.

Am Palato-Quadratknorpel entstehen zwei Deckknochen; der obere (*Ty*), bei den Fröschen durch einen starken nach vorne gerichteten Fortsatz ausgezeichnet, entspricht vielleicht, jedoch nicht sicher begründbar, dem Squamosum der Fische. Da er, wenigstens theilweise, das Tympanum tragen hilft, kann er als Tympanicum bezeichnet werden. Der untere Knochen erstreckt sich als Pterygoïd (*Pt*) längs des Knorpelbogens nach vorne. Sein vorderes Ende erreicht das seitlich an der Ethmoïdalregion liegende Palatinum (*Pl*), welches meist in querer Stellung hinter den Vomer sich reiht. Bei einem Theile der Amphibien geht vor dem Unterkiefergelenk noch ein Knochen nach vorne ab, das sogenannte Jugale (Quadratojugale).

Die bei den Knochenfischen vor dem Primordialcranium entstehenden Praemaxillaria (*Px*) und Maxillaria (*Mx*) lagern sich bei den Amphibien unmittelbar ans Primordialcranium an und erscheinen dadurch als Belegknochen desselben, für welches Verhältniss bei manchen Fischen vermittelnde Zustände sich vorfinden. Das Maxillare bietet sehr verschiedene Grade der seitlichen Ausdehnung dar und erstreckt sich bei den Anuren in der Regel bis zum Jugale nach hinten. Die Verbindung des Praemaxillare mit dem Vordertheile des Primordialcraniums vermittelt ein über die mittlere Nasengegend sich emporziehender Fortsatz.

Dass diese Kieferstücke, oder vielmehr die unter ihnen liegenden Knorpeltheile nicht die ursprüngliche Begrenzung der Mundöffnung bilden, wird durch das Vorkommen besonderer, vor dem continuirlichen Primordialcranium liegender Knorpel erwiesen, welche bei den Larven von Anuren als Rostrale und Adrostrale bezeichnet werden.

Im Unterkiefer besteht der primordiale Knorpel (Fig. 218. *D.*) wie bei den Fischen, und ebenso bilden sich die knöchernen Theile aus. Der Gelenktheil des Knorpels erhält sich häufig unverändert, doch ossificirt er zuweilen und stellt ein Articulare (*art*) vor, welches in einen Knorpelstreif sich fortsetzt. Dieser wird von einem Dentale (*de*) bedeckt, zu dem häufig noch ein Angulare (*a*), zuweilen auch noch ein inneres Deckstück (Operculare) tritt.

§ 316.

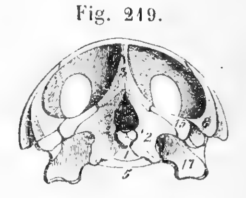
Die Verhältnisse des Schädels der Reptilien und Vögel bieten eben so viel Gemeinsames als sie sich von der Schädelbildung der Amphibien wie von jener der Säugethiere entfernen.

Das an seinem Dache meist unvollständige Primordialcranium ossificirt viel vollständiger als bei den Amphibien und die bedeutende Entfaltung der an und aus dem primitiven Palato-Quadratknorpel ent-

stehenden Knochen lässt nur einen kleinen Theil der aus dem Knorpelschädel entstandenen Stücke zu Tage liegen. Verschiedenheiten der allgemeinen Configuration des Schädels resultiren aus dem relativen Umfange der beiden Hapttheile des Kopfskelets. Eine grössere Entfaltung der Schädelkapsel, wie sie z. B. bei den Vögeln besteht, lässt die Theile derselben deutlicher wahrnehmen, als bei den Reptilien. Andererseits wird das Zurücktreten der Schädelkapsel durch mächtigere Entfaltung der die sogenannten Gesichtsknochen darstellenden die Schädelkapsel in verschiedenem Maasse überlagernden Theile bedingt.

Die Occipitalregion lässt die vier schon den Fischen zukommenden Knochen unterscheiden, von denen das Occipitale basilare mit den Occipitalia lateralia an der Bildung eines einzigen Condylus occipitalis Theil nimmt. Die Beziehung der Knochen zum Foramen magnum ist eine wechselnde, indem bald das Basilare (Schildkröten), bald das Superius (Crocodile) davon ausgeschlossen ist. Bei den Schildkröten läuft das Occipitale superius in eine ansehnliche Crista aus. Bezüglich der knöchernen Ohrkapsel ist, wie schon bei den Amphibien, das Bestehen einer Fenestra ovalis bemerkenswerth. Dazu kommt noch eine zweite, membranös verschlossene Oeffnung, die Fenestra rotunda. Vor dem Occipitale laterale liegt bei allen Reptilien und Vögeln das Petrosum (Prooticum), dessen vorderer Rand durch die Austrittsstelle des dritten Trigeminus-Astes markirt ist. Ein anderer Knochen, Huxley's Opisthoticum, begrenzt mit dem vorhergehenden den hintern Theil der Fenestra ovalis, erhält sich aber nur bei den Schildkröten selbständig, indem er bei den übrigen Reptilien wie bei den Vögeln mit dem Occipitale laterale verschmilzt. Dazu treten noch einzelne, bei Vögeln sogar mehrfache, kurze Zeit selbständige Ossificationen, die nicht bestimmt auf discrete Schädelknochen anderer Wirbelthiere beziehbar sind. Alle Theile der Ohrkapsel verschmelzen bei den Vögeln nicht nur unter sich, sondern auch mit den benachbarten Knochen.

Fig. 219.



Als Squamosum (*Sq*) erscheint bei den Schlangen (Fig. 221. *C*) ein vorragender Knochen, der den Kieferstiel trägt. Bei den übrigen Reptilien wie bei den Vögeln besitzt er eine ähnliche Lage, ist aber mehr zwischen knöcherne Ohrkapsel, Scheitelbein und Postfrontale, theilweise sogar ins Dach der Paukenhöhle eingebettet.

Der sphenoïdale Abschnitt bietet je nach der Ausdehnung der Schädelhöhle sehr ungleich entwickelte Zustände. Ein Basisphenoïd ist bei Allen als Grundlage dieses Abschnittes vorhanden, wie das

Fig. 219. Schildkröten-Schädel von hinten. 1 Occipitale basilare. 2 Occip. laterale. 3 Occip. superius. 5 Basisphenoïd. 8 Squamosum. 15 Petrosum. 17 Quadratum.

meist unansehnliche Praesphenoïd aus dem Primordialcranium hervorgegangen, während das Parasphenoïd nicht mehr entwickelt scheint. Doch können zwei an der Basis der Schläfengegend bei Vögeln vorübergehend auftretende Knochen, die Basitemporalia auf die Seitentheile eines ursprünglichen Parasphenoïd bezogen werden. Von den Theilen der seitlichen Schädelwand kommt den Vögeln sowohl ein Alisphenoïd, als auch ein Orbitosphenoïd zu, letzteres wenigstens beim Strausse. Auch die Crocodile sind mit einem Alisphenoïd versehen. Dagegen wird bei den meisten Eidechsen die Interorbitalgegend des Schädels durch ein membranöses Septum gebildet, in welchem von jenen Knochen nur Andeutungen wahrnehmbar sind.

Ein bei den Eidechsen (Lacerta, Varanus, Podinema) vom Scheitelbein bis zum Pterygoïd herabtretendes Knochenstück (Columella) (Fig. 220. *A. co*), wird bei den Schildkröten durch eine direct vom Parietale absteigende breite Knochenplatte repräsentirt, die hier zur Begrenzung der Schädelhöhle mit beiträgt, und bei den Schlangen ist eine ähnliche, die Schädelhöhle umschliessende Fortsatzbildung noch auf das Frontale mit ausgedehnt.

Fig. 220.

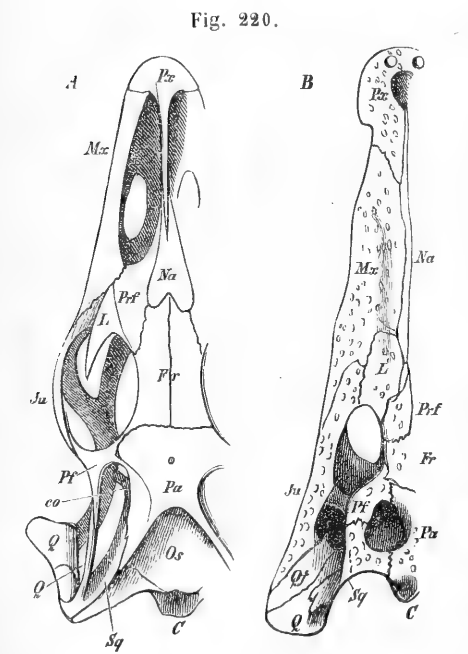


Fig. 220. Schädel von Reptilien von oben. *A* Monitor. *B* Crocodil. *Os* Occipitale superius. *c* Condylus occipitalis. *Pa* Parietale. *Pf* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Prf* Praefrontale. *L* Lacrymale. *N* Nasale. *Sq* Squamosum. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *co* Columella.

Bezüglich der Deckknochen sind Parietalia anzuführen, die bald paarig (Schildkröten und Vögel), bald unpaar (Schlangen, Eidechsen, Crocodile) vorhanden sind (Fig. 220. *Pa*). Auch das Stirnbein ist bei den meisten Eidechsen und den Crocodilen unpaar (Fig. 220. *B. fr*). Paarig ist es bei Lacerta, Monitor (Fig. 220. *A. fr*), wie bei den Schlangen, Schildkröten und Vögeln. Selten hat es Antheil an der Decke der eigentlichen Schädelhöhle (bei Crocodilen und Vögeln), da es die durch ein häutiges Septum eingenommene Interorbitalregion bedeckt (Eidechsen, Schildkröten). Postfrontalia bil-

den bei Reptilien den hinteren Rand der Orbitalhöhle (Fig. 220. *Pf*, Fig. 221. *B. C. Pf*).

Die Ethmoïdalregion bietet im medianen Abschnitte knorpelige, besonders bei Schildkröten sehr ansehnliche Reste des Primordialcraniums. Die Ethmoïdalia lateralia (Praefrontalia) begrenzen bei den Reptilien den Vorderrand der Orbiten, und bei den Vögeln scheinen sie mit dem mittleren Theile des Ethmoïd verbunden, welcher auf der Schädeloberfläche zu Tage tritt. Als Deckknochen erscheint an der Basis der bei Schlangen und Eidechsen paarige Vomer (Fig. 222. *vo*). Auf der oberen Fläche treffen wir die bei den Schildkröten fast allgemein und auch bei einigen Eidechsen fehlenden Nasalia. Als ein neuer Deckknochen der Aussenfläche der Ethmoïdalkapsel kommt das Lacrymale den meisten Eidechsen, Crocodilen wie den Vögeln in der Begrenzung der vorderen Orbitalwand zu (Figg. 220. 221. *L*).

§ 317.

Der primitive Palato-Quadratknorpel erleidet an seinem vorderen

Fig. 221.

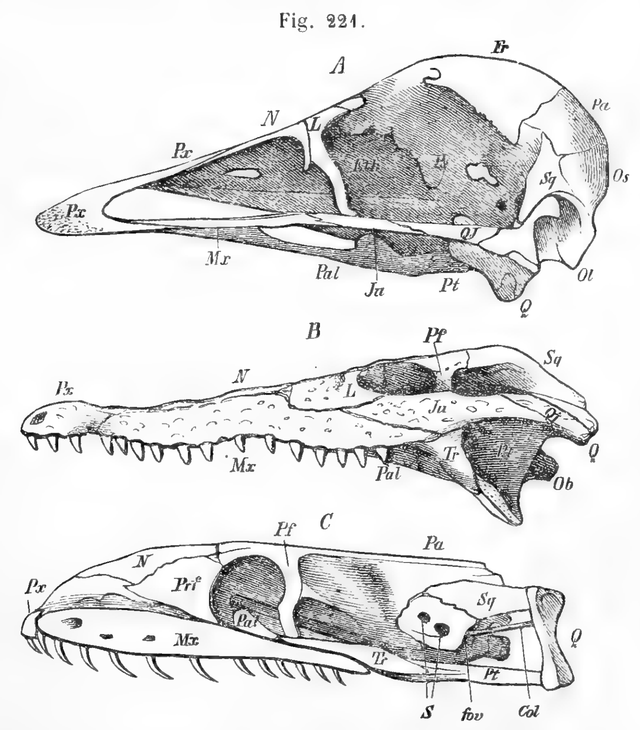


Fig. 221. Seitenansichten von Schädeln. *A* Struthio. *B* Crocodilus. *C* Python. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Pt* Pterygoïd. *Pal* Palatinum. *Tr* Transversum. *Col* Columella. *fov* Fenestra ovalis. *S* Durchtrittsöffnung des N. trigeminus. Die übrige Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

Abschnitte frühzeitige Rückbildung, so dass die ihm angehörigen Knochenstücke sich zum Theil direct am Schädel bilden. Der hintere fortbestehende Abschnitt des Palato-Quadratum bildet sich in das Quadratum um (Fig. 221. *Q*).

Der gesammte Apparat bietet Eigenthümlichkeiten in seiner Verbindungsweise mit dem Schädel dar. Bei den Eidechsen, Schlangen und Vögeln ist das Quadratum ein bewegliches Knochenstück, während es bei Crocodilen und Schildkröten mit dem Schädel in feste Verbindung getreten ist. Damit ist der ganze am Palato-Quadratknorpel differenzirte Knochencomplex inniger und unbeweglich mit dem Cranium vereinigt, während bei beweglichem Quadratbein mindestens ein Theil jenes Knochencomplexes sich gleichfalls beweglich erhält.

Ein anderes Verhältniss steht in Zusammenhang mit der Entwickelung der Nasenhöhle. (Siehe darüber auch bei der Differenzirung der Mundhöhle.) Die aus dem Oberkieferabschnitt des ersten Visceralbogens entstehenden Skelettheile legen sich nicht mehr einfach an die Seite der Schädelbasis, sondern treten gegen die Medianlinie unter einander zusammen, so dass die Schädelbasis von der Begrenzung der Mundhöhle mehr oder minder ausgeschlossen, und das Dach dieser Cavität in demselben Grade von Theilen des Oberkiefergaumenapparates dargestellt wird, als diese eine medianwärts gerichtete, von vorne nach hinten fortschreitende Entfaltung darbieten. Die bei den Amphibien dicht am Vorderrande des Schädels in die Mundhöhle führenden Nasenhöhlen zeigen durch jenen Vorgang die innere Oeffnung immer weiter nach hinten gelagert, indem horizontale Fortsätze der bezüglichen Skelettheile (Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein) sie allmählich von unten her umfassen und umschliessen. Damit scheidet sich die Nasenhöhle immer mehr von der Mundhöhle ab und bildet eine über dieser liegende Räumlichkeit, deren Boden das Dach der Mundhöhle ist. Die aus horizontal gerichteten Fortsätzen jener Knochen dargestellte Scheidewand zwischen Mund- und Nasenhöhle wird als »harter Gaumen« bezeichnet.

Diese Veränderungen sind am wenigsten bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln entwickelt, mehr bei Schildkröten und am vollkommensten bei den Crocodilen.

Die bei Fischen den Kieferstiel bildenden Stücke (Hyomandibulare mit Symplecticum) haben dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien erlitten, indem sie, ausser Verbindung mit dem Quadratum, in die Columella (Fig. 221. *C. Col*) umgewandelt sind, die mit einer Platte der Fenestra ovalis aufsitzt, mit ihrem andern verschiedene Zustände bietenden Ende in das Trommelfell eingeht. Sie ist somit auch hier in die Dienste des Hörapparates getreten, indem sie die Verbindung des Labyrinthes mit dem Trommelfell herstellt.

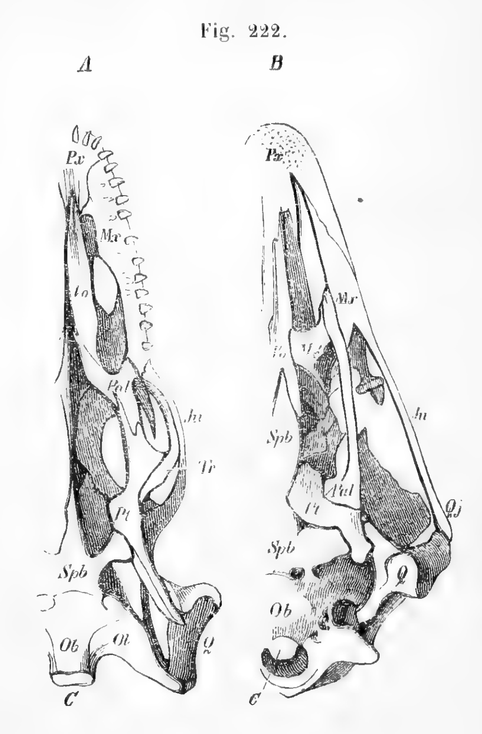
Bei beweglicher Verbindung des Quadratum mit dem Schädel (Ophidier, Saurier und Vögel), bestehen auch an den angeschlossenen

Theilen des Oberkiefergaumenapparates verschiedengradig entwickelte Gelenke. Diese fehlen bei Crocodilen und Schildkröten, deren Quadratum zwischen Squamosum und den Knochen der Ohrkapsel in Nahtverbindung getreten ist und daher den Oberkiefergaumenapparat unbeweglich erscheinen lässt. Eine Uebergangsform zu diesem Zustande bildet Sphenodon, dessen Schädel zwar den Typus der Eidechsen zeigt, allein das Quadratum mit Pterygoïd und Squamosum in einer festen Verbindung besitzt.

§ 318.

An das Quadratum schliessen sich zwei nach vorne zum Oberkiefer ziehende Knochenreihen, ähnlich wie bei den Amphibien. Nach innen zu findet sich zuerst das Pterygoïd (Fig. 222. *Pt*). Bei Vögeln, Schlangen und Eidechsen besitzt es an der Schädelbasis eine Articulationsstelle, und ist von dem anderseitigen getrennt. Beide sind untereinander durch eine mediane Naht verbunden und zugleich der Schädelbasis fest angefügt bei Schildkröten und Crocodilen (Fig. 223. *Pt*), bei letzteren umschliessen sie die inneren Oeffnungen der Nasenhöhle (Choanae). Bei Schlangen, Sauriern und Crocodilen reiht sich aussen an das Pterygoïd ein das Maxillare erreichender und so die äussere und innere Knochenreihe verbindender Knochen an, das äussere Flügelbein oder Os transversum (Figg. 222. *A*. *Tr*, 223. *B*. *Tr*). Ob es dem den Fischen zukommenden Ektopterygoïd entspricht, ist zweifelhaft.

Fig. 222.



Vor dem Pterygoïd, und meist der Medianlinie genähert, liegt das Palatinum (*Pal*), welches bei Schildkröten und Crocodilen in medianer Nahtverbindung steht, indess beide bei Schlangen, Eidechsen und

Fig. 222. Ansicht der Schädelbasis. *A* von Monitor, *B* von Struthio. *Ob* Occipitale basilare. *C* Condylus occipitalis. *Ol* Occipitale laterale. *Spb* Sphenoidale basilare. *Q* Quadratum. *Pt* Pterygoïd. *Tr* Transversum. *Pal* Palatinum. *V* Vomer. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Mx'* Medianer Fortsatz desselben. *Px* Praemaxillare.

Vögeln von einander getrennt bleiben, und seitwärts die Choanen begrenzen (Fig. 222. *Pal.*) Am Schildkrötenschädel tritt der Vomer (Fig. 223. *A. Vo*) zwischen den beiden Palatina zum Dache der Mundhöhle herab, während über der Nasenhöhle beide Gaumenbeine an der Basis cranii sich vereinigen. Meist als lange und platte Knochen erscheinen die Gaumenbeine der Vögel (Fig. 222. *B. Pal*), bei denen sie mit ihrem vorderen Ende einem Fortsatz des Oberkieferknochen (*Mx'*) sich anlegen. Derselbe verläuft quer nach innen und kann bei mächtiger Entwickelung sogar ans Vomer gelangen. Bei schwächerer Ausbildung treten die Vorderenden der Gaumenbeine mit einem Fortsatz des Praemaxillare zusammen, oder es können auch beiderlei Verbindungen bestehen.

An die Gaumenbeine reiht sich vorne der Oberkiefer an, der median an das Praemaxillare stösst. Die Praemaxillaria sind bei den meisten Sauriern (unter den Schildkröten bei Chelys) wie bei den Vögeln verschmolzen, und bei letztern durch lange Frontalfortsätze ausgezeichnet (Fig. 220. 221. 222. 223. *Px*). Ihre Ausdehnung steht hier im Verhältniss zur Länge des Schnabels, an dessen Gestaltung sie bedeutenden Antheil nehmen. Rudimentär erscheinen sie bei den Schlangen (Fig. 221. *C. Px*), auch bei den Schildkröten sind sie unansehnlich. Der Hauptantheil an der Begrenzung des Oberkieferrandes kommt somit dem Maxillare (*Mx*) zu, welches bei Crocodilen und Eidechsen, am meisten aber bei

Fig. 223.

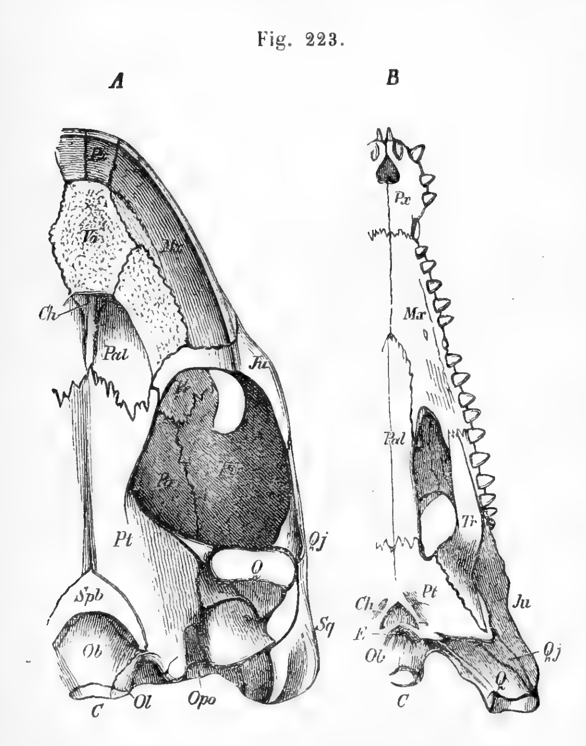


Fig. 223. Ansicht der Schädelbasis *A* von Chelonia, *B* von Crocodilus. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occipitale laterale. *C* Condylus occipitalis. *Spb* Sphenoïdale basilare. *Opo* Opisthoticum. *Pt* Pterygoïd. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Q* Quadratum. *Qj* Quadrato-Jugale. *Tr* Transversum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Pa* Parietale, *Pfr* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Ch* Choanae. *E* Tuba Eustachii.

Schlangen (Fig. 221. *C*) eine beträchtliche Ausdehnung, und bei den letzteren zugleich eine grosse Beweglichkeit besitzt.

Zum Maxillare tritt vom Quadratum her noch eine besondere Reihe von theilweise schon den Amphibien zukommenden Knochenstücken. Das erste derselben ist das Quadrat-Jochbein, welches nur den Schlangen abgeht. Bei den Sauriern entspringt es vom Quadratum dicht an dessen Verbindungsstelle mit dem Schädel, zwischen jenem und dem Squamosum. Es setzt sich vorne in ein zweites Stück fort, welches theils mit dem Postfrontale, theils mit einem den untern Orbitalrand umziehenden Jugale sich verbindet. Auch bei den Vögeln ist das Quadrato-Jugale (Fig. 222. *B. Qj*) ein dünnes Knochenstück, lateral vom Mandibulargelenk des Quadratum entspringend. Bei den Schildkröten und Crocodilen verbindet es sich mit einer grösseren Fläche des Quadratum, und stützt das Jugale, dem immer ein Antheil an der hinteren und unteren Orbital-Umgrenzung zukommt.

Der Unterkiefer articulirt in allen Fällen mit dem Quadratbein. Die an dem primitiven Knorpel auftretenden Belegknochen sind wesentlich die gleichen wie bei den Fischen und Amphibien. Das ansehnlichste Stück bildet das Dentale, wozu ein Angulare und Supraangulare, dann ein an der Innenfläche gelagertes Complementare und Operculare kommt, von denen die letzteren zuweilen nur angedeutet sind, oder auch vollständig fehlen. Der Gelenktheil des Unterkieferknorpels entwickelt sich zu einem Articulare, so dass die Gesammtzahl der Stücke auf 12 sich beläuft, welche Zahl bei den meisten Schlangen, sowie einer Anzahl von Sauriern reducirt ist.

Bei Schildkröten und Vögeln verschmelzen die beiden Dentalia sehr frühzeitig, und bei den Vögeln erhalten sich von den andern Knochen meist nur Spuren der ursprünglichen Trennung. Beide Unterkieferhälften bleiben bei den Crocodilen und Sauriern durch eine Naht getrennt, und sind bei den weitmäuligen Schlangen durch lockere Bandmasse beweglich untereinander verbunden.

§ 319.

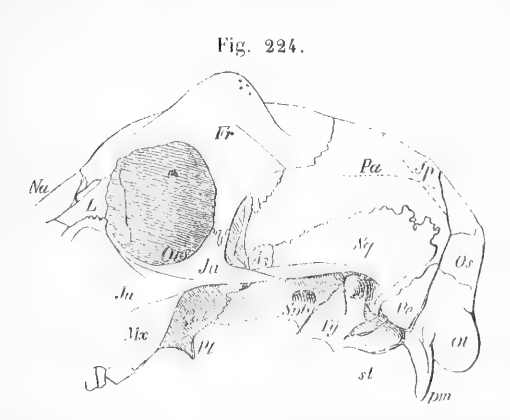
Auch am Säugethierschädel erscheint das knorpelige Primordialcranium, jedoch nur auf die frühesten Entwickelungszustände beschränkt, und wie bei Reptilien und Vögeln für die Schädelhöhle keinen oberen Verschluss bietend, sondern daselbst durch membranöse Theile ergänzt. Im Uebrigen finden sich bedeutende Uebereinstimmungen mit der Schädelanlage in niederen Abtheilungen, wie auch die Chorda dorsalis an der ersten Bildung den gleichen Antheil nimmt. Damit lassen also diese niederen Zustände des Säugethierschädels Anschlüsse an die Schädelbildung der übrigen Wirbelthiere aufs deutlichste erkennen, wie sehr auch die später folgende Differenzirung Eigenthümlichkeiten hervortreten lassen und zu auffallenden Verschiedenheiten gestalten mag.

Der aus dem Primordialcranium entstehende Theil des Schädels ist auch hier von den aus Elementen des Visceralskelets hervorgegangenen, oder doch ursprünglich an diesem gebildeten Theilen zu unterscheiden. Als Kapsel zur Aufnahme des Gehirns weist er mit einer grösseren Ausdehnung auch eine grössere Anzahl zur Umschliessung beitragender Knochen auf, indem auch manche in den übrigen Abtheilungen nur äusserlich gelagerte Theile an die Innenfläche zur Hohlraumbegrenzung gelangen in Anpassung an die Volumzunahme des Gehirns.

Die Scheidung in einzelne Segmente tritt am knöchernen Schädel deutlicher als in den niederen Abtheilungen hervor, muss aber als eine secundäre Anpassung beurtheilt werden (S. 554). Die Verbindung der an den ersten Visceralbogen entstandenen Knochen mit dem Schädel ist inniger, und bedingt die Gestaltung des letztern zu einem einheitlichern Gebilde.

Am Occipitalsegment bilden die seitlichen Stücke mit je einem Theile des Occipitale basilare (Fig. 224. 225. *Ob*) die Gelenkköpfe des Hinterhauptes und begrenzen mit jenem das Foramen magnum, indem sie oben das Occipitale superius (*Os*) zwischen sich fassen. Letzteres kann übrigens auch von dem Rande des Foramen magnum ausgeschlossen sein. Eine Verwachsung der vier Stücke zu einem ist eine fast regelmässige Erscheinung, doch können sie auch (z. B. bei Beutelthieren) sehr lange getrennt bleiben. Bei vielen Säugethieren (manchen Beutelthieren, Artiodactylen, Einhufern etc.) steigen von den Occiptalia lateralia lange Fortsätze (*pm*) herab (Processus paramastoïdei).

Fig. 224.



In der Region der Gehörkapsel finden sich die das Labyrinth bergenden Stücke nur im frühesten Zustande als discrete Ossificationen von Knorpelpartieen. Diese Knochenkerne entsprechen theilweise den bei Fischen und Reptilien bestehenden discreten Knochen und verschmelzen bald zu einem einzigen Stücke, dem Petrosum (*Pe*), dessen

Fig. 214. Seitliche Ansicht des Hirntheils eines Ziegenschädels. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Jp* Interparietale. *Pa* Parietale. *Pe* Petrosum. *Sq* Squamosum. *Ty* Tympanicum. *Sph* Basisphenoïd. *As* Alisphenoïd. *Ors* Orbitosphenoïd. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *L* Lacrymale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Pal* Palatinum. *Pl* Pterygoïd. *pm* Processus paramastoïdeus. *st* Processus styloides.

grösserer Abschnitt mit der Ausdehnung der Schädelhöhle an die Basis cranii rückt. Der laterale Theil des Petrosum erhält an dem das Labyrinth bergenden Abschnitt Anlagerungen von anderen aus dem Visceralskelet entstandenen Knochen und wird zur medialen Wand der Paukenhöhle, an welcher sich ausser einer Fenestra ovalis noch eine Fenestra rotunda vorfindet. Wie die erstere Oeffnung bei den niedern Abtheilungen die Columella trägt, so ist ihr bei den Säugethieren als homologes Skeletstück der Stapes angefügt. Der hintere, gleichfalls mit einem selbständigen Knochenkerne ossificirende Abschnitt des Petrosum ist in seitlichem Anschluss an die Occipitalia lateralia und wird als pars mastoïdea unterschieden, da er beim Menschen eine warzenförmige Vorragung trägt. Oben fügt sich an das Petrosum das Squamosum (*Sq*) welches seinen Charakter als Belegknochen beibehält. Zuweilen verschmilzt es mit dem Petrosum zum Schläfenbein (Temporale), dessen »Schuppe« es bildet. Bei Einigen ist es wie bei den niederen Wirbelthieren ganz von der Schädelhöhle ausgeschlossen, bei Andern (z. B. den Cetaceen und Wiederkäuern) wird nur ein kleiner Theil an der Innenfläche des Schädels getroffen. Erst bei den Primaten ist dieser beträchtlicher und führt zu dem für den Menschen bekannten Verhalten. Die, eine Ausdehnung der Schädelhöhle begleitende Volumsentfaltung des Gehirns zeigt sich somit in einem auch die Lagerungsbeziehung der Schädelknochen ändernden Einflusse. Ein nach vorne gerichteter Fortsatz (Processus zygomaticus) des Squamosum trägt zur Bildung des Jochbogens bei.

Vor der Schläfenbeinregion findet sich die aus zwei vollkommen entwickelten Segmenten zusammengesetzte Sphenoïdalregion. Das Basalstück des hinteren Segments (Sphenoïdale basilare, Basisphenoïd) (Fig. 225. *Spb*) stösst unmittelbar an das Occipitale basilare. und trägt seitlich die Alae temporales (Alisphenoïd). Vor dem Basisphenoïd liegt der vordere Abschnitt (Praesphenoïd) [*Ps*] wieder mit seitlichen Knochenstücken — Alae orbitales (Orbitosphenoïd) — in Zusammenhang. Alle diese aus dem Primordialcranium hervorgehenden Stücke bilden den

Fig. 225.

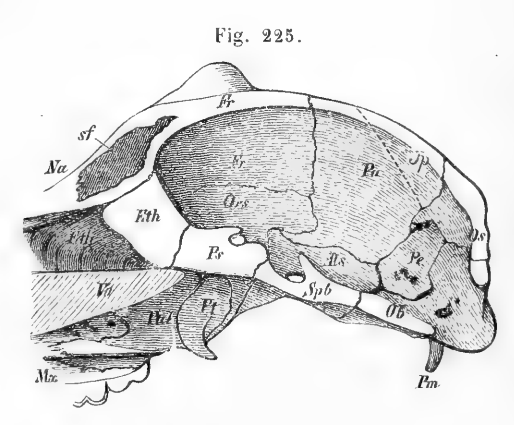


Fig. 225. Senkrechter Medianschnitt durch denselben Schädel. *Ob* Occipitale basilare. *Ps* Praesphenoïd. *Eth* Ethmoïd (senkrechte Platte des Siebbeins, deren vorderer Rand in die hier entfernte knorpelige Nasenscheidewand sich fortsetzt. *Eth'* Muscheln des Ethmoïd. *Vo* Vomer. *sf* Sinus frontalis. Die übrige Bezeichnung wie in der vorhergehenden Figur.

vordern Theil der Schädelbasis und einen Abschnitt der seitlichen Wand. Die beiden medianen Stücke bleiben bei den Säugethieren stets, oder doch sehr lange getrennt. Beim Menschen verschmelzen sie frühzeitig zum sogenannten Körper des Keilbeines.

Am Schädeldache treffen sich wieder die bekannten Deckstücke, die bei bedeutender Ausdehnung der Schädelhöhle an Umfang gewinnen. Am hinteren Abschnitte des Schädeldaches finden sich die Parietalia (Figg. 224. 225. *Pa*), die häufig (z. B. bei Monotremen, manchen Beutelthieren, den Wiederkäuern und Einhufern) unter einander verwachsen. Zwischen sie fügt sich von hinten her ein besonderes an das Occipitale superius grenzendes Knochenstück, das Interparietale, welches meist wie bei den Primaten mit dem Occipitale superius (Figg. 224. 225. *Jp*), aber auch mit den Parietalien (bei Nagern und Wiederkäuern) verschmilzt.

Die Frontalia (*Fr*) sind im Anschlusse an die Alae orbitales des Sphenoïdalabschnittes immer paarig und meist durch eine Naht von einander getrennt, bei einzelnen verwachsen sie frühzeitig, z. B. bei Elephas, Rhinoceros, auch bei den Prosimiae, Insectivoren, Chiroptern und den Primaten.

§ 320.

Der vorderste Abschnitt des Primordialcraniums bietet die bedeutendsten Modificationen. Nur mit einer kleinen Fläche das Schädelcavum begrenzend, entfaltet er sich vor der Schädelkapsel und erhält durch Umwandung der Nasenhöhle, und Bildung mannichfacher in die letztere einragender Vorsprünge bedeutende Complicationen. Von unten her lagern sich an ihn Skelettheile des Kiefergaumenapparates, gegen welche eine mediane senkrechte Knorpellamelle, die Scheidewand der Nasenhöhle, herabsteigt. An dieser entsteht als Belegknochen der Vomer (Fig. 225. *Vo*). Durch Verknöcherung der beiden Seitenhälften des Ethmoïdalknorpels und der davon ausgehenden lamellösen Fortsätze (obere und untere Muscheln) entstehen zwei Ethmoïdstücke, den Praefrontalia der Fische homolog. Sie begrenzen einen Theil der Schädelhöhle vor dem Praesphenoïd und zeigen dort Durchlassstellen für den Nervus olfactorius. Bei Ornithorhynchus wird der Schädelhöhlenantheil des Ethmoïd nur von zwei Oeffnungen durchbrochen, dagegen finden sich zahlreichere Oeffnungen bei den Uebrigen, und gestalten jenen Abschnitt zur Siebplatte. Durch Verschmelzung der beiden seitlichen Hälften mit dem medianen Stücke (Fig. 207. *Eth*) (Lamina perpendicularis) geht ein unpaarer Knochen, ein einheitliches Ethmoïd hervor.

Am unteren, vorderen Abschnitte der knorpeligen Ethmoïdalwand entstehen durch selbständige Ossificationen besondere Knochen als untere Muscheln. Auch in Zusammenhang mit dem Vomer können Theile des Ethmoïdalknorpels verknöchern. Sowohl durch diese als durch äussere auf dem Ethmoïdalknorpel entstandene Belegknochen bilden sich weitere

Complicationen des Säugethierschädels. Die unteren Muscheln bieten ausserordentliche Verschiedenheiten und tragen durch reichverzweigte Lamellenbildung zur Oberflächenvergrösserung der Nasenräume bei. Auch an den beiden Hälften des Ethmoïd finden sich solche Complicationen, sowie die Ausdehnung dieses ganzen Abschnittes an der äusseren Configuration des Schädels bedeutenden Antheil hat und für die Längenentwickelung des Schädels wenigstens Einen Factor abgibt. In der Regel wird der Ethmoïdalabschnitt von anderen Knochen — vorzüglich jenen des Kiefer-Gaumenapparates — so überlagert, dass kein Theil seiner Oberfläche zu Tage tritt. Ausser bei einigen Edentaten, gelangt nur bei den Primaten ein Theil der seitlichen Fläche zur medianen Begrenzung der Orbita, und bildet die »Lamina papyracea«.

An der Aussenfläche des Ethmoïdalabschnittes finden sich wieder als Belegknochen die Lacrymalia und Nasalia. Die ersteren (*L*) sind minder beständig und scheinen oft in benachbarte Knochen überzugehen, so dass sie, z. B. bei Pinnipediern als discrete Theile vermisst werden. Auch den Delphinen fehlen sie. Wie bei den Reptilien und Vögeln bilden sie einen Theil der vordern Begrenzung der Orbita, und treten gleichfalls auf die Antlitzfläche des Schädels vor, von der sie sich bei den Primaten an die mediale Orbitalwand zurückziehen.

Bezüglich der Nasalia (*Na*) bestehen gleichfalls nur untergeordnete, theils durch eine Rückbildung (wie bei den Cetaceen), theils durch beträchtliche Volumsentfaltung ausgedrückte Verschiedenheiten. Ihre Ausdehnung entspricht der Nasenhöhle, und bedingt eine Verlängerung des Gesichtstheiles des Schädels. Zuweilen bieten auch sie Verwachsungen unter einander dar, wie bei den (platyrrhinen) Affen, bei denen sie wie beim Menschen eine geringe Ausdehnung aufweisen.

§ 321.

Die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten des Säugethierschädels erweisen sich an dem vom Visceralskelete gebildeten Abschnitte. Das bei den niederen Wirbelthieren als Palato-Quadratum bezeichnete Knorpelstück kommt wenigstens mit seinem hinteren das Quadratum erzeugenden Abschnitte den Säugethieren zu, und lagert an der Aussenfläche der Ohrkapsel des Primordialcraniums. Nach neueren Darstellungen soll es den Hammer bilden, der im Dienste des Gehörapparates mit einem zweiten aus dem Visceralskelet gebildeten Knochen, dem Ambos, articulirt. Dagegen sollte älteren Beobachtungen zufolge der letztere Knochen aus dem Quadratum hervorgehen.

Die vor dem Quadratum längs der Schädelbasis entwickelten Skelettheile bieten in Beziehung auf die Bildung eines die Nasenhöhle von der Mundhöhle scheidenden Gaumengewölbes durch Entwickelung horizontaler Fortsätze analoge Zustände wie bei Reptilien dar.

Die Pterygoïdea (Fig. 225. *Pt*) sind meist platte Knochenstücke

welche der Innenfläche besonderer vom Basisphenoïd entwickelter Fortsätze sich anlagern. Sie umschliessen seitlich die Choanen und können sogar, ähnlich wie bei den Crocodilen, im Gaumengewölbe sich vereinigen, so dass die Choanenöffnung auch unten von ihnen begrenzt wird z. B. bei Echidna, Dasypus etc., auch bei einigen Cetaceen). Bei den meisten Säugethieren erhalten sie sich getrennt, und auch bei den Primaten bleiben sie es längere Zeit, bevor sie mit den genannten Fortsätzen des Keilbeines sich vereinigen, um die medialen Lamellen der absteigenden Keilbeinfortsätze (Processus pterygoïdei) vorzustellen. — Die Palatina bilden am häufigsten die untere Choanenumschliessung und den hintersten Abschnitt des harten Gaumens. Die eigentlichen Kieferknochen verhalten sich in ähnlicher Weise wie unter den Reptilien bei Crocodilen und Schildkröten. Die Maxillaria bilden stets die ansehnlichere Partie, und erscheinen nach Maassgabe der Länge der Antlitzregion ausgedehnt. Bedeutendere Verschiedenheiten bieten die Praemaxillaria, welche in der Regel gleichfalls zur seitlichen Begrenzung der Nasenhöhle beitragen. Sehr häufig sind sie rudimentär, oder im Verhältniss zum Maxillare schwach entwickelt z. B. bei manchen Chiroptern und Edentaten. Sie tragen zur Begrenzung des Foramen incisivum bei. Während sie sich bei den meisten Säugethieren selbständig erhalten, verwachsen sie bei den Affen mit den Maxillaria, und gehen diese Verbindung beim Menschen sogar so frühzeitig ein, dass man lange Zeit an ihrer Selbständigkeit zweifelte.

Die bei Reptilien und den Vögeln vorhandene äussere Reihe von Knochen, welche vom Quadratum aus zum Maxillare zieht, ist bei den Säugethieren auf das Jugale reducirt, welches den Jochfortsatz des Squamosum mit dem Maxillare zum Jochbogen verbindet. Wenigen fehlt das Jugale (z. B. Sorex), oder es erreicht vom Oberkiefer ausgehend keinen Anschluss am Jochfortsatz (Myrmecophaga, Bradypus). Indem es sich durch einen besonderen Fortsatz mit einem seitlichen Fortsatze des Stirnbeins verbindet, kann es eine hintere Orbitalumgrenzung herstellen helfen, und trennt damit die Orbita von der Schläfengrube bei Wiederkäuern, Einhufern, Prosimiae, am vollständigsten bei den Primaten, deren untere Orbitalfissur den Rest der bei den andern Säugethieren weiten Communication zwischen Orbita und Schläfengrube vorstellt.

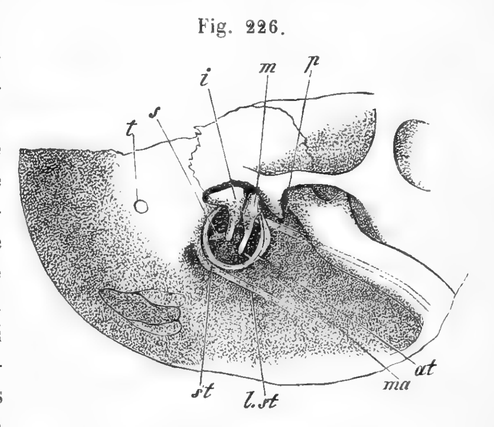
An der Aussenfläche des Petrosum entsteht bei den Säugethieren ein besonderes Knochenstück, welches als Rahmen für das Trommelfell dienend als Tympanicum bezeichnet wird. Ob es mit dem (oben S. 468) bei Amphibien ebenso genannten Knochen homolog ist, ist ungewiss. Immer erscheint es zuerst als ein knöcherner, nicht vollständig geschlossener Ring (Annulus tympanicus) (Fig. 226. *at*), der in mannichfaltige Formen auswächst. Als einfacher Annulus bleibt es bei Monotremen und Beutelthieren, auch manchen Insectivoren u. a. Häufig erhält es sich vom Petrosum getrennt, am losesten bei den

Walfischen mit ihm verbunden, und bildet bei vielen Säugethieren eine knöcherne, in den äusseren Gehörgang fortgesetzte Kapsel. Eine solche Bulla ossea findet sich besonders bei Beutelthieren, Nagern, auch bei den Artiodactylen vor. Bei manchen Beutelthieren, deren Tympanicum nicht über das ringförmige Stadium hinaus gelangt, findet sich eine anscheinend gleiche Bulla, die aber hier von einer Ausdehnung der Basis der Alae temporales gebildet wird (Dasyurus, Petaurista, Perameles). Indem das Tympanicum mit dem Petrosum und Squamosum verschmilzt, hilft es das Schläfenbein zusammensetzen (Primaten). An seinem vorderen Rande bleibt auch beim Menschen eine andrerseits vom Squamosum begrenzte Spalte bestehen (Fissura Glaseri), durch welche ein Fortsatz des Hammers tritt.

§ 322.

Der primitive Unterkieferknorpel ändert bei den Säugethieren schon bald die Richtung der bei den übrigen Wirbelthieren eingeschlagenen Differenzirung. Er repräsentirt einen schlanken Knorpelstreif, der sich continuirlich in ein Gehörknöchelchen, den Hammer, fortsetzt. Wenn letzterer aus dem Palato-Quadratum entsteht, so wäre also hier ein continuirlicher Zusammenhang zweier bei allen Wirbelthieren getrennter Skelettheile gegeben, woraus für die neue Deutung dieser Theile eine grosse Schwierigkeit erwächst. Damit gewinnt die ältere Darstellung, der zufolge der obere Theil des primitiven Unterkieferknorpels, der bei den Säugethieren zum Hammer wird, dem Articulare des Unterkiefers der niederen Wirbelthiere entspräche. Jedenfalls sind diese Vergleichungen noch nicht zum Abschluss gelangt.

Fig. 226.



An der Aussenfläche des vom Hammer ausgehenden, sehr bald im Wachsthume stehen bleibenden Knorpelstreifes entsteht ein Belegknochen, in welchem das Dentale der übrigen Wirbelthiere zu erkennen ist.

Fig. 226. Seitliche Ansicht des Schädels eines menschlichen Fötus mit den Gehörknöchelchen. Ein Theil der oberen Begrenzung der Paukenhöhle, sowie das Trommelfell ist weggenommen. *at* Annulus tympanicus, von welchem ein Stück des oberen Abschnittes entfernt ist. *m* Hammer, *ma* Manubrium des Hammers. *p* Processus Meckelii, an der Innenseite des Unterkiefers sich hinziehend. *i* Ambos. *s* Steigbügel. *st* Processus styloïdes. *l.st* Ligamentum stylohyoïdeum zum vorderen Horn des Zungenbeins ziehend. *t* Foramen mastoïdeum.

Es bildet mit dem anderseitigen median zusammenstossend den gesammten, an der untern Fläche der Jochfortsatzwurzel des Squamosum seine Articulationsstelle mit dem Schädel findenden Unterkiefer. Somit liegt hier eine neue Bildung vor, während die ursprüngliche keineswegs aufgelöst ist, sondern in anderen functionellen Beziehungen fortbesteht. Der vom Hammer auslaufende Knorpelfortsatz (Meckel'scher Knorpel) (Fig. 226. *p*) verläuft noch einige Zeit an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, schwindet aber dann, und nur die innerhalb der Paukenhöhle bis zur Glaser'schen Spalte gelangende Strecke erhält sich durch Verknöcherung als Processus folianus des Hammers. Die frühzeitige Differenzirung, sowie die relativ bedeutende Grösse der genannten Gehörknöchelchen bestätigen, dass in ihnen in niederen Zuständen voluminöser entfaltete Skelettheile zu erkennen sind.

Beide Hälften des Unterkiefers bleiben bei einer grossen Anzahl von Säugethieren getrennt, bei anderen verschmelzen sie bald, wie bei Perissodactylen, den Chiroptern, Primaten. Niedere Formzustände sprechen sich im geraden Verlauf des Unterkiefers der Monotremen aus, denen ein deutlicher Processus coronoïdes fehlt, der auch bei Anderen (z. B. bei Walthieren) nur angedeutet ist.

Das aus dem oberen Abschnitte des primitiven Zungenbeinbogens hervorgehende Stück (Hyomandibulare der Fische) lässt ein ähnliches Verhalten auch bei Amphibien und Reptilien erkennen, indem es mit einem Abschnitte ein der Fenestra ovalis aufsitzendes Knöchelchen, den Steigbügel, hervorgehen lässt. Nach neuern Angaben soll aus einem obersten Abschnitte auch noch der Ambos entstehen, was bereits oben erwähnt wurde. Jedenfalls dürfte der Stapes mindestens dem die Endplatte tragenden Theile der Columella der niederen Wirbelthiere homolog sein, wenn er auch durch den Mangel directer Verbindung mit dem Tympanum sich auszeichnet, vielmehr nur mit einem Fortsatze des Ambos articulirt.

Visceralskelet.

§ 323.

Mit dem vordersten Theile des Axenskeletes steht ein ventrales Bogensystem in Verbindung, welches für den als Athemhöhle fungirenden Abschnitt des Nahrungscanals die Stützorgane repräsentirt. Die Zahl der Bogen und damit die ganze Ausdehnung des Apparates nach hinten hängt von der Ausdehnung jenes respiratorischen Raumes ab. Diese Gebilde treten in zwei sehr verschiedenen Typen auf.

Der erste besteht bei den Acrania (Amphioxus). Hier besitzt jenes Gerüste an seinem vordersten Theile einen die Mundöffnung umziehenden Knorpelbogen, der mit nach vorne gerichteten Knorpelstäbchen besetzt ist. Der übrige Apparat ist aus einer homogenen Substanz gebildet, welche ähnlich wie bei Balanoglossus (vergl. § 107).

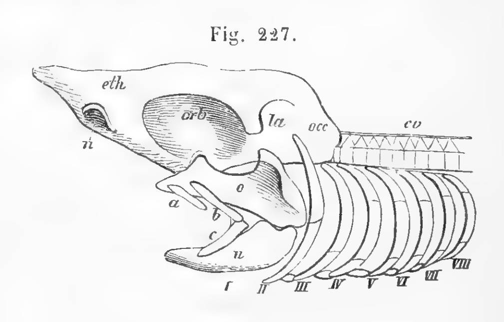
ein sehr complicirtes Gitterwerk vorstellt. Das Kiemengitter jeder Seite ist gesondert und ein ventraler Zusammenhang fehlt.

Auf diese Einrichtung kann der bei den Cranioten bestehende zweite Typus nicht unmittelbar bezogen werden. Er wird in seinem ersten Zustande nur durch knorpelige Theile dargestellt, die eine geringere Zahl von Bogen bilden, und bei streng symmetrischer Vertheilung meistentheils einen ventralen Abschluss besitzen.

Bei den Cyclostomen besteht das Visceralskelet aus complicirteren, jederseits sowohl oben an der Seite des Rückgrates, als unten unter sich in Zusammenhang stehenden Knorpelleisten, deren oberflächliche Lagerung sie als äusseres Kiemengerüste bezeichnen lässt. Von diesem sind auch noch bei Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden, obgleich bereits ein anderer innerer Stützapparat besteht, welcher von da an durch die ganze Reihe der Wirbelthiere ausschliesslicher Repräsentant des Visceralskelets wird.

Die einzelnen Bogen besitzen zahlreiche Spuren ursprünglicher Gleichartigkeit, die durch allmähliche Aenderung der functionellen Beziehungen und damit verbundener Arbeitstheilung einer grossen Mannichfaltigkeit der Gestaltung Platz machte. Von diesen Bogen mussten einige bereits oben beim Cranium besprochen werden, deren hier nur in der Kürze gedacht werden soll. Der erste dieser Visceralbogen umzieht den Eingang in den Nahrungscanal in zwei Stücke gegliedert, von denen das obere dem Schädel angelagert, oder ihm doch mittelbar verbunden ist (Fig. 227). Es bildet das Palato-Quadratum (*o*). Das zweite, untere Stück schliesst mit dem der andern Seite die Mundöffnung von unten ab, und stellt den primitiven Unterkiefer vor (*u*). Die folgenden Bogenpaare erhalten sich entweder in ihrer ursprünglichen Function als Stützen der Kiemenbogen oder sie gehen eine Reihe anderer Modificationen ein.

Fig. 227.



Da diese sämmtlichen Bogen als ursprünglich gleichartig fungirende sich nachweisen lassen, so dass die Beziehung zum Athemapparat nicht blos an den vorderen Bogen durch deren Umwandlung zu Kiefern verloren ging, sondern auch von den hinteren Bogen her allmählich functionelle und demgemässe anatomische Rückbildungen stattfanden, so besteht die Möglichkeit, dass in diesen Befunden nur die Enderscheinung eines Re-

Fig. 227. Schädel und Visceralskelet eines Selachiers (Schema). *a b c* Lippenknorpel. *I* Kieferbogen. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt. *II* Zweiter Visceralbogen. *III—VIII* Kiemenbogen.

ductionsprocesses vorliegt, der an einer viel beträchtlicheren Bogenzahl begann. Diese Auffassung wird unterstützt durch die Vergleichung mit Amphioxus, sowie durch Erwägungen, deren bei dem Kiemenapparate und beim peripherischen Nervensystem gedacht wird.

Von den Fischen bis zu den Amphibien ist an diesem Apparat eine allmähliche Entfremdung seiner ursprünglichen Beziehungen bemerkbar, und von den Reptilien an geht die Verbindung mit den Athmungsorganen gänzlich verloren.

§ 324.

Als gemeinsame Einrichtung für sämmtliche Visceralbogen besteht die ventrale Verbindung mit unpaaren Stücken, den Copulae. Die einzelnen Bogen bieten stets eine Gliederung in mehrfache, meist beweglich unter einander verbundene Abschnitte. Die Beschaffenheit dieser Bogen entspricht jener des übrigen Skeletes und ist wie dieses ursprünglich knorpelig.

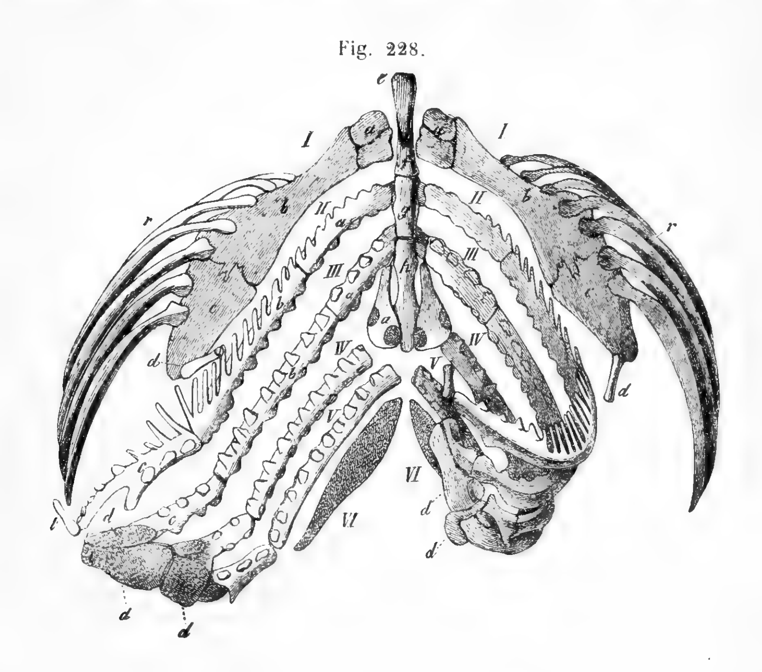
Ein vorderstes Bogenpaar wird, abgesehen von den bezüglich ihrer Bedeutung etwas zweifelhaften Lippenknorpeln der Selachier (vergl. oben S. 310) durch den bereits beim Schädel als »Kieferbogen« behandelten Theil vorgestellt. Den zweiten bildet der Zungenbeinbogen, dessen oberster das Hyomandibulare (bei Teleostiern Hyomandibulare und Symplecticum) vorstellender Abschnitt gleichfalls dem Cranium sich angliedert, indess der untere Abschnitt als Hyoïdstück den Kiemenbogen sich anschliesst.

Die folgenden Bogen haben die Verbindung mit dem Cranium grösstentheils aufgegeben, oder stehen mit ihm nur in unmittelbarem Zusammenhange, entweder der Schädelbasis oder bei grösserer Ausdehnung sogar dem Anfangstheile der Wirbelsäule lose angeheftet. Die Gesammtzahl dieser Bogen beläuft sich auf 5 (6—7 bei Notidaniden). Bei manchen Selachiern ist der Zungenbeinbogen mit den Kiemenbogen noch gleichartig gestaltet. In der Regel zeigt er eine Vergrösserung seiner Copula, und bildet, da letztere eine Stütze der Zunge abgibt, den Träger des Zungenbeines (Fig. 227. *II*). Bei den Selachiern und Chimären besitzt dieser Bogen noch seine ursprüngliche Bestimmung als kiementragender Skelettheil, indem von ihm ausgehende, in Radien getheilte Knorpelplättchen die Vorderwand der ersten Kiementasche stützen. Diese Beziehung ist sowohl bei den Ganoïden als Teleostiern zurückgetreten, da jene Kieme rudimentär ward und die Radien des in Hyomandibulare und Symplecticum umgewandelten oberen Stückes durch den Opercularapparat vorgestellt werden (S. 313).

Der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens oder das Hyoïdstück trägt dann an der Stelle der Knorpelradien knöcherne Strahlen (Fig. 228. *I. r*), (Radii branchiostegi), zwischen denen eine den gesammten Kiemenapparat deckende Membran sich ausspannt. Aus dem Zungenbeinbogen wird somit ein Schutzorgan des Athmungsapparates.

Die folgenden Bogenpaare behalten ihre respiratorischen Beziehungen länger. Sie finden sich zu fünf, selten sechs. Erstere Zahl ist die ausschliessliche bei Knochenfischen. Während die ersten dieser Bogen (Fig. 228. *II. III*) sich noch regelmässig an Copulae (*f. g*) ansetzen, sind die letzten meist zu mehreren Paaren (*IV. V*) mit einem Stücke (*a*) vereinigt und bieten immer, sowohl was die Zahl als die Länge

Fig. 228.



ihrer Gliedstücke angeht, Rückbildungen dar. Gewöhnlich trägt das letzte, nur aus einem einzigen Stücke jederseits bestehende Paar (*VI*), gar keine Kieme, auch am vorletzten kommt häufig nur ein einseitiger Besatz mit Kiemenblättchen vor; dagegen gewinnen am letzten häufig Zahnbildungen eine bedeutendere Entfaltung, so dass dieser Theil als Kauapparat fungirt. Auch eine Verschmelzung der beiderseitigen letzten Bogenrudimente zu einem unpaaren Stücke ist verbreitet (Pharyngognathi).

Andere Modificationen der hintern Kiemenbogen werden bei den Labyrinthfischen sowie bei manchen Clupeïden getroffen, und beruhen

Fig. 228. Visceralskelet (Zungenbein und Kiemenbogengerüste) von Perca fluviatilis. *I—VI* Bogenreihen; der erste Bogen (*I*) zum Tragapparat des Zungenbeins, die vier nächsten (*II—V*) zu Kiemenbogen und der letzte (*VI*) zu den unteren Schlundknochen umgewandelt. *a, b, c, d* Die einzelnen Glieder der Bogen. Das oberste Stück (*d*) an den Kiemenbogen stellt die Ossa pharyngea superiora dar. *r* Radii branchiostegi. *f g h* Verbindungsstücke (Copulae) der seitlichen Bogen, das vorderste davon als Zungenbein auftretend. (Nach Cuvier.)

auf der Entfaltung von einzelnen Bogengliedern zur Umschliessung von Wasser aufnehmenden Räumen.

Aehnlich wie der Zungenbeinbogen der Selachier mit Knorpelanhängen ausgestattet ist, bieten auch die folgenden Bogen in dieser Abtheilung einen Besatz knorpeliger Strahlen, durch welche die Wandung der Kiementasche gestützt wird. Auch diese Gebilde sind bei den Ganoïden und Teleostiern rudimentär geworden, und erscheinen als feine Knorpellamellen zwischen den Reihen der Kiemenblättchen. Dagegen treten an der Innenfläche der Bogen Reihen von Höckern oder Stacheln auf, welche von Seiten des Schleimhautüberzuges hervorgingen und dadurch den Zahnbildungen sich anreihen.

§ 325.

Eine bedeutende Reduction betrifft das Kiemenskelet der Amphibien, von denen die einer Metamorphose unterworfenen mit einer Aenderung der Lebensweise die allmähliche Umwandlung auch dieses Apparates in andere Organe wahrnehmen lassen. Bei den Perennibranchiaten erhält sich derselbe Apparat, der bei den Uebrigen nach vollendeter Larvenperiode sich rückbildet. Am vollständigsten besteht er nach der Metamorphose bei den Derotremen fort. Bei allen wird er aus vier oder fünf Bogenpaaren gebildet, von denen das erste wie bei den Fischen einen Zungenbeinbogen (Fig. 229. *A. b*) vorstellt, aber mit seinem oberen Abschnitte bedeutendere Veränderungen eingeht, und theilweise sich mit dem Cranium verbindet. Die folgenden Bogen vereinigen sich in eine gemeinsame Copula. Die letzten drei erreichen selbst diese nicht selbständig, sondern sind jederseits unter sich verbunden. Zu der Reduction der Bogen tritt somit eine noch bedeutendere der Copulae. Von dieser Einrichtung bleibt nach der Metamorphose nur das Hyoïdstück (Fig. 229. *B. b*) vollständig in Verbindung, mit der meist ansehnlicher verbreitertenCopula (*a*), welche damit zum Körper des Zungenbeins wird. Vom zweiten Bogen erhält

Fig. 229.

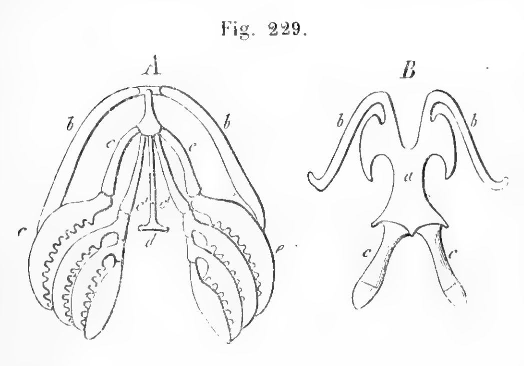


Fig. 229. *A* Zungenbein und Kiemenbogen einer Larve von Salamandra maculosa. *b* Zungenbeinbogen. *c c'* Kiemenbogenträger. *d* Hinterer Anhang der Copula. (Nach Rusconi.) — *B* Zungenbein von Bufo cinereus. *a* Zungenbeinkörper (Copula). *b* Hörner des Zungenbeins. *c* Reste der Kiemenbogen. (Nach Dugès.)

sich nur bei den Salamandrinen ein grösseres Stück, und vom dritten ein kleines, indess bei den Anuren eine jederseits die sämmtlichen Kiemenbogen aufnehmende Knorpelplatte mit der Copula zu Einem Stücke zusammentritt. Diesem sind dann aus den Enden der ursprünglich paarigen Platte entstehende stabförmige Stücke (Columellae) angefügt (Fig. 229. *B c*).

Die mit der Aenderung seiner Verrichtung wahrnehmbaren Umwandlungen des Kiemenskelets geben ein sprechendes Beispiel ab für den mächtigen Einfluss der Anpassung an äussere Lebensbedingungen auf die innere Organisation; sie verknüpfen zugleich die Gestaltung des Visceralskelets der mittelst Kiemen athmenden Wirbelthiere mit jener, die bei den niemals Kiemen besitzenden Abtheilungen herrschend geworden ist.

§ 326.

Die bei den Amphibien erst im Individuum auftretende, also jedesmal erworbene Rückbildung erscheint in den höheren Classen als ein vererbter Zustand. Der obere Abschnitt des primitiven Bogens findet sich wieder theils in Verbindung mit dem Gehörorgane vom untern Abschnitte gelöst, und was vom reichen Kiemenskelet der Fische sich sonst noch entwickelt, leistet vorzüglich Stützfunction für die Zunge und wird als Zungenbein bezeichnet. Die Copula bildet dessen »Körper«, an dem die Bogenreste als »Hörner« befestigt sind. Meist sind die Reste von zwei Bogen in Verwendung, nämlich das Hyoïdstück des primitiven Zungenbeinbogens und Theile des ersten Kiemenbogens.

Der einfache, selten aus mehreren Stücken bestehende Körper ist bei den Reptilien mit zwei bis drei, oft nur sehr rudimentären Bogenstücken besetzt. Die letzteren entsprechen den ventralen Gliedern des Kiemengerüstes der Fische und sind entweder einfach oder in zwei Stücke getheilt. Am reichsten sind die Bogen bei den Schildkröten, wo deren bis drei vorkommen, dann bei den Eidechsen; bei den Crocodilen besitzt der breite gewölbte Zungenbeinkörper nur ein einziges Bogenpaar. Nur auf einen knorpeligen Bogenrest reducirt, erscheint der Apparat bei den Ophidiern, von denen manche sogar auch diese Spuren verloren haben (Tortrix, Typhlops etc.). Zwei Bogenpaare sind bei den Vögeln nachweisbar. Der rudimentäre erste Bogen verschmilzt zu dem sogenannten Os entoglossum (Fig. 230. 2), hinter dem die eigentliche Zungenbeincopula liegt. Der zweite Bogen dagegen erfährt eine bedeutende Ausbildung und stellt die aus zwei an-

Fig. 230.

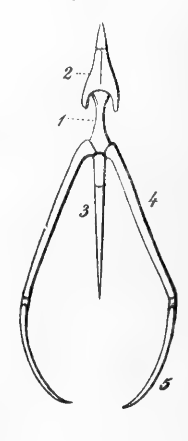


Fig. 230. Zungenbeinapparat des Haushuhnes. 1 Zungenbeinkörper (Copula). 2 Os entoglossum. 3 Kiel. 4 Vorderes. 5 hinteres Glied des Zungenbeinhornes.

sehnlichen Gliedern gebildeten Hörner (4—5) vor, die meist hinten um den Schädel, aber ohne directe Verbindung mit demselben herum ziehen. Hinter der Copula tritt noch der Rest einer zweiten Copula als Kielstück ab.

Bei den Säugethieren bleiben zwei Bogen mit dem einfachen Zungenbeinkörper verbunden. Die vorderen Hörner sind die ansehnlichsten und treten, aus mehreren (3) Gliedern zusammengesetzt, mit dem Petrosum in Zusammenhang. Indem das mittlere Glied nur durch ein Ligament vertreten wird, kommt eine Trennung dieses Theiles zu Stande, so dass dann das oberste Stück, wenn es, wie beim Orang und beim Menschen, mit dem Petrosum verschmilzt, als Griffelfortsatz des letzteren sich darstellt. In diesem Falle wird der übrige Theil durch das Ligamentum stylo-hyoïdeum gebildet, und am Zungenbeinkörper bleibt der Rest des Bogens als ein unansehnliches, häufig nicht einmal verknöcherndes Stück befestigt. Die hinteren Hörner sind immer nur durch ein einziges Glied gebildet, bei den meisten Säugethieren die kleineren, fehlen sie selten ganz wie bei manchen Nagern und Edentaten. Bei den Primaten übertreffen sie die vorderen Bogenreste an Grösse. Immer besitzen sie Verbindungen mit dem Kehlkopf dessen Schildknorpel ihnen durch die Ligg. thyreo-hyoïdea lateralia angefügt ist.

Skelet der Gliedmaassen.

1) Unpaare Gliedmaassen.

§ 327.

Die Verbindung der unpaaren Flossen: Rücken-, Schwanz- und Afterflosse, mit der Wirbelsäule geschieht im niedersten Zustande durch eine, von den Dornfortsätzen des Rückgrats ausgehende Membran, in welcher allmählich Skelettheile auftreten, welche sowohl mit der Wirbelsäule als mit den Flossen selbst in Verbindung stehen. Erstere bilden die Flossenträger, letztere die Flossenstrahlen. Beide erscheinen im einfachsten Zustande als Gliedstücke bedeutend ausgedehnter oberer Dornfortsatzbildungen, die unter Ablösung vom Wirbel zu grösserer Selbständigkeit gelangen. Die Flossenstrahlträger bestehen bei den Selachiern im knorpeligen Zustande, bei den Ganoïden theilweise ebenso, anderntheils aber knöchern, wie sie auch durchgehends bei den Teleostiern erscheinen. Zuweilen treffen mehrere solcher Flossenträger auf einen Wirbelabschnitt, meist jedoch besteht eine regelmässige Vertheilung nach den einzelnen Wirbeln. Durch ihr Vorkommen an Stellen, welche keine Flosse besitzen, deuten sie das frühere Bestehen einer solchen in grösserer Ausdehnung an; bei den Selachiern und Chimären treten den Flossenträgern angefügte, häufig gegliederte Knorpelstücke in die Flosse selbst ein, wo sie jedoch meist nur auf die Basis sich

beschränken. Der grösste Theil der Flosse erhält dann seinen Stützapparat von besonderen Hautgebilden, die unter dem Namen der Hornfäden bekannt sind. Bei den Teleostiern dagegen finden wir in jenen Flossen knöcherne Stützen, welche nicht knorpelig präformirt sind, und deshalb auch nicht direct von jenen Knorpeln der Selachier abgeleitet werden können.

Diese secundären Flossenstrahlen treten als paarige Ossificationen im Integumente auf (vergl. oben S. 427), und verbinden sich meist in einiger Entfernung von der Basis zu einem unpaarigen Stücke. Sie bestehen entweder aus zahlreichen, dichotomisch angeordneten Gliedern, die von der Basis des Strahls gegen die Spitze zu unter Volumsverringerung sich mehren oder sie werden durch ein einziges Knochenstück vorgestellt. Im ersteren Falle erscheint der Stützapparat der Flosse weich und biegsam (Malacopteri), im letzteren Falle kommen statt der weichen, Stachelstrahlen zum Vorschein (Acanthopteri). Die Verbindung mit den Flossenstrahlträgern kommt entweder durch einen Bandapparat oder auch durch Gelenke zu Stande, welch' letztere vorzüglich für den ersten Stachelstrahl der Rückenflosse complicirt erscheinen. Sowohl bei Ganoïden als bei den Teleostiern sind diese knöchernen Flossenstrahlen in Verbreitung. An Zahl wie an Grösse sehr mannichfach verschieden, werden sie von der Systematik zur Begrenzung kleinerer Abtheilungen benutzt.

Bei den Ganoïden und Teleostiern nehmen die oberen Wirbelfortsätze gar keinen oder nur wenig Antheil an der Bildung einer Schwanzflosse, deren knöcherne Gliederstrahlen fast ausschliesslich den ansehnlich entwickelten unteren Dornfortsätzen angefügt sind. (Bezüglich der durch die Verbindung mit der Schwanzflosse am Ende der Wirbelsäule eintretenden Modificationen vergl. S. 436 sowie Fig. 194.)

2) Paarige Gliedmaassen.

Brustgürtel.

§ 328.

Am Skelet dieser Gebilde unterscheiden wir den freien Abschnitt und den jenen tragenden, im Körper geborgenen Theil. Letzterer wird nach seiner Form als Extremitätengürtel bezeichnet, und nach der Lagerung als Brust- (oder Schulter-) und Beckengürtel unterschieden.

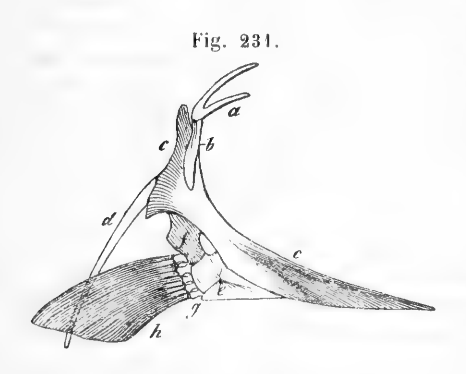
Der Brustgürtel tritt in der einfachsten Gestalt als ein Knorpelstück auf, welches bei den Selachiern einen ventral geschlossenen dicht hinter dem Kiemenapparate gelagerten Bogen bildet. Jederseits articulirt mit diesem Knorpel das Skelet der Brustflosse. In der Nähe der Verbindungsstelle ist der Knorpel von bestimmt verlaufenden Canälen durchsetzt, in welchen Nerven ihren Weg zur Flosse nehmen. Bei

einer Erweiterung dieser Canäle lagern sich noch Muskeln in sie ein, und dadurch erhält das Knorpelstück eine complicirte Sculptur (Rochen).

Die Trennung des Knorpelbogens in zwei Hälften, bei den Selachiern durch eine zuweilen schwache mediane Strecke eingeleitet, vollzieht sich bei den Ganoïden, und mit dem durch den Knorpel vorgestellten oder durch Verknöcherung desselben modificirten primären Schultergürtel verbindet sich aus auf ihm entstehenden, ursprünglich dem Integumente angehörigen Knochenstücken ein neuer Apparat, der im Verlaufe seiner fernern Differenzirung bis zu den Säugethieren eine wichtige Rolle spielt.

Wir haben also von nun an ausser dem primären auch einen secundären Schultergürtel zu unterscheiden. Der erstere bleibt bei den Stören knorpelig; auf ihm entwickeln sich als Hautknochen einige oberflächlich gelagerte Stücke, von welchen die beiden unteren eine Clavicula und ein Infraclaviculare, die beiden oberen Supraclavicularia vorstellen. Durch die Lage des primären Schultergürtels an der hinteren Grenze des Kiemenapparats wird seine Beziehung zu dem an ihm zur letzten Kiemenspalte sich einsenkenden Integumente eine innige, woraus die Bildung von Hautknochen auf diesem Knorpel sich erklärt, während andererseits am tiefer gelagerten Beckengürtel eine solche Beziehung unmöglich ist. Am primären Schulterknorpel sind aus den bei den Selachiern vorkommenden Canälen weitere Räume geworden. Bei den Ganoïden mit knöchernem Skelete bleibt meist nur ein Theil noch knorpelig, ein anderer ossificirt, doch erscheint das gesammte Stück dem Volumen nach in Rückbildung. Dagegen hat der bei den Stören noch unansehnliche als Clavicula bezeichnete Hautknochen an Ausdehnung zugenommen, und stösst nicht nur in der ventralen Medianlinie mit dem der andern Seite zusammen, sondern ist auch durch Supraclavicularia mit dem Schädel in Verbindung. Bei der eingetretenen Rückbildung des primären Schultergürtels, der ihm wie ein blosser Anhang angefügt ist, bildet er die Hauptstütze der vorderen Extremität.

Fig. 231.



Diese Verhältnisse herrschen auch bei den Teleostiern (Fig. 231), deren primärer Schultergürtel *(f e)* noch fernere Rückbildungen erfährt,

Fig. 231. Rechte Brustgürtelhälfte und Brustflosse von Gadus. *c* Clavicula. *a b* Supraclavicularia. *d* Accessorisches Stück. *e f* Knochen des primären Schultergürtels (*e* Coracoïd, *f* Scapula). *g* Basalia der Flosse. *h* Flossenstrahlen.

und sogar mit Theilen des Flossenskeletes engere Verbindungen eingehen kann.

§ 329.

Der bei den Fischen als Belegknochen des primitiven knorpeligen Schultergürtels entwickelte Skelettheil erleidet bei den höheren Wirbelthieren eine Reduction. Dagegen empfängt der primäre Apparat einen höheren Werth sowohl durch seine Verbindung mit dem Brustbein als auch durch grössere Beweglichkeit seines obersten (dorsalen) Abschnittes, der niemals mit dem Axenskelete sich fest verbindet. Die Verbindungsstelle mit dem Skelet der freien Gliedmaasse bezeichnet eine den Gelenkkopf des Humerus aufnehmende Pfanne, von der aus der primäre Schultergürtel sich in zwei Abschnitte theilt.

Der dorsale Abschnitt stellt die Scapula vor, der ventrale sondert sich in ein hinteres Stück, das Coracoïd, und ein vorderes, welches bei auftretender Verknöcherung von der Scapula aus ossificirt, das Procoracoïd.

Unter den Amphibien erscheint der Schultergürtel bei den Urodelen jederseits als ein grösstentheils knorpeliger, nur an dem in die Gelenkpfanne eingehenden Theile der Scapula ossificirender Skelettheil. Das verbreiterte Dorsalende der Scapula, Suprascapulare, bleibt meist knorpelig oder zeigt eine selbständige periostale Ossification. Von der knöchernen Scapula erstreckt sich die Ossification zuweilen auf das Procoracoïd, selten auf das ausnehmend breite, dem Sternum eingefügte Coracoïd. Bei den Anuren sind die beiden ventralen Fortsätze (Fig. 232. *A co, co'*) des Schultergürtels jederseits durch eine Knorpelplatte in Verbindung, welche auch eine mediane Vereinigung der beiderseitigen Stücke herbeiführen kann (Rana). Der ventrale Abschnitt des Schultergürtels umschliesst somit jederseits eine Oeffnung. Die Scapula (*s*) lässt ein oft sehr ausgedehntes Suprascapulare (*s'*) unterscheiden. Selbständig verknöchert das Coracoïd (*co'*), während das Procoracoïd in nähere Beziehungen zu der weiter unten zu berücksichtigenden Clavicula (*d*) tritt.

Fig. 232.

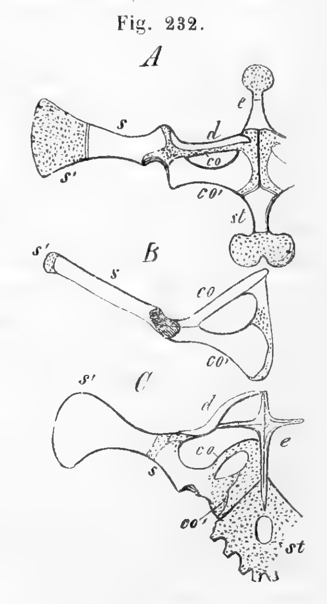


Fig. 232. Schultergürtel: *A* vom Frosch, *B* von einer Schildkröte, *C* von einer Eidechse. *s* Scapula. *s'* Suprascapulare. *co* Procoracoïd. *co'* Coracoïd. *cl* Clavicula. *e* Episternum. *st* Sternum. Die knorpeligen Theile sind durch Punctirung unterschieden.

Jede Hälfte des Schultergürtels der Reptilien bietet gleichfalls ein einziges Stück dar, welches sich in seiner Form dem der Amphibien enge anschliesst. Jedoch ist das meist breitere Coracoïd nicht selten von fensterförmigen Oeffnungen durchbrochen (Eidechsen). Ein bei den Amphibien nur angedeuteter Fortsatz der Scapula wird als Verbindungsstelle mit der Clavicula (Fig. 232. *C. d*) zum Acromion. Bei den Schildkröten erscheint ein meist cylindrisches Knochenstück (*B. s*), welches am Schultergelenke in einem Winkel unmittelbar in das Procoracoïd (*B. co*) sich fortsetzt. An Stelle des letzteres mit dem Coracoïd verbindenden Knorpels besteht meist nur ein Ligament.

Gänzlich ist das Procoracoïd bei den Crocodilen verschwunden, so dass nur Scapula und Coracoïd den Schultergürtel zusammensetzen. Daran reihen sich die Vögel, deren durch ihre schmale, leicht gekrümmte Gestalt sich auszeichnende Scapula an der Gelenkpfanne mit dem starken Coracoïd verbunden ist, welches wie bei den Reptilien, an die Sternalplatte sich einfügt. Durch das Vorhandensein der Andeutung eines Procoracoïd bieten die Ratiten eine nähere Verwandtschaft mit Sauriern dar, auch verwächst bei ihnen Coracoïd und Scapula zu einem einzigen Knochen.

Von den Säugethieren besitzen nur die Monotremen ein Coracoïd als Verbindungsstück der Scapula gegen das Sternum. Bei den übrigen schwindet es bis auf einen meist unansehnlichen, von der Gelenkpfanne entspringenden Fortsatz der Scapula (Processus coracoïdes), und nur in seltenen Fällen persistirt auch das Sternalende des Coracoïd, welches ich als ein jederseits dem Manubrium sterni ansitzendes Knorpelstück bei Sorex und Mus auffand. Der scapulare Coracoïdrest betheiligt sich zwar gleichfalls noch an der Bildung der Gelenkpfanne, allein auch diese Beziehung tritt zu Gunsten der Scapula zurück, die so zum ausschliesslichen Träger der vorderen Extremität sich ausbildet. An dem Reste des Coracoïd äussert sich die ursprüngliche Selbständigkeit durch den Besitz eines besonderen Knochenkernes, bis die vollständige Verschmelzung mit der Scapula eintritt.

Die Form der Säugethierscapula nähert sich jener der Reptilien, ist aber durch das Auftreten neuer Theile nicht unwesentlich davon verschieden. Durch eine Verbreiterung des in einen Fortsatz ausgezogenen Vorderrandes wird bei den Monotremen die Andeutung einer Spina scapulae gegeben, deren vorspringendes Ende das bei den Amphibien direct von der Scapula sich erhebende Acromion vorstellt. Bei den übrigen Säugethieren ist der laterale Rand jener breiten Kante in eine bedeutendere Leiste entwickelt, welche nunmehr durch die Ausbildung auch des medianen Randes in eine vorspringende Knochenplatte als Spina scapulae eine Ober- und Untergrätengrube unterscheiden lässt. Immer entwickelt sich das Vorderende der Spina zu einem Acromialfortsatz. Aus Anpassungsverhältnissen an die verschiedenartigen Leistungen der Vorderextremität gehen mancherlei Modi-

ficationen des Schulterblattes hervor, von denen die Verbreiterung seines dorsalen Endes (Basis scapulae) zu der bei den Primaten bestehenden Form leitet.

§ 330.

Durch diese Entfaltung des primären Schultergürtels tritt der secundäre, bereits als Clavicula bezeichnete Apparat (§. 328) entweder gänzlich in den Hintergrund oder er wird zu Leistungen verwendet, welche seinen bei den Fischen bestehenden Verhältnissen völlig fremd waren. Unter den Amphibien besitzen nur die Anuren eine Clavicula (Fig. 232. *A. d.*), welche als ein Deckknochen des Procoracoïd sich darstellt, und mit demselben auch stets in enger Verbindung verharrt.

Das Schlüsselbein stellt somit hier ein accessorisches Stück des Brustgürtels dar; nur ganz selten löst es sich von letzterem, wie dies erst bei den Reptilien vollständig eintritt. Das Schlüsselbein (*B. d.*) entwickelt sich hier ohne Beziehungen zu einem knorpelig präformirten Skelettheil, als secundärer Knochen, welcher den Acromialfortsatz der Scapula mit dem Episternum (*B. c.*) in Verbindung setzt. Bei den Vögeln erscheint die Clavicula in ähnlicher Weise, ist unter den Ratiten bei Dromaeus unansehnlich, und fehlt den übrigen, indess beide Claviculae bei den Carinaten frühzeitig zu einem unpaaren Knochen, der Furcula, median verwachsen, und mit der Crista sterni ligamentös verbunden sind (Fig. 205. *f*).

Das selbständige Auftreten dieses ursprünglich als Belegknochen eines Knorpelstückes entstehenden Skelettheiles führt bei den Säugethieren zu einer histiologischen Aenderung, indem die Clavicula sich hier grossentheils aus einer knorpeligen Anlage bildet, in vielen Puncten ähnlich wie jeder andere knorpelig vorgebildete Knochen. Dieser Knochen erhält sich jedoch nur bei einem Theile der Säugethiere. Er ist spurlos bei den Ungulaten verschwunden, in zuweilen gar nur durch Bandmassen vorgestellten Rudimenten bei den Carnivoren vorhanden, und nur bei jenen, deren Vordergliedmaasse eine freiere Verwendung empfängt, vollständig entwickelt.

Vordere Extremität.

§ 331.

Die höchst mannichfaltigen Skeletformen der freien Gliedmaassen leiten sich von einer nur in vereinzelten Fällen noch bestehenden Grundform ab, welche den ersten und damit niedersten Zustand des Flossenskelets vorstellend von mir als Archipterygium bezeichnet ward. Dieses wird durch einen aus gegliederten Knorpelstücken bestehenden Stamm vorgestellt, der dem Schultergürtel angelenkt an zwei Seiten mit je einer Längsreihe gleichfalls gegliederter Stücke, den

Radien, besetzt ist. Das ganze einem Fiederblatte ähnliche Skeletgebilde stimmt auffallend mit manchen Stützapparaten der Selachierkiemen, und lässt dadurch ein Streiflicht auf die Frage von der Phylegenese der Gliedmaassenbildungen fallen.

Ceratodus bietet diese Form des Flossenskelets, welche vielleicht bei den nur noch durch Polypterus repräsentirten Crossopterygiern verbreitet war. Dieser biseriale Radienbesatz des Flossenstammes erleidet nun verschiedenartige Modificationen. Unter den Dipnoï erhält sich bei Protopterus nur die mediale Radienreihe, in Gestalt dünner Knorpelstäbchen, indess die laterale bei den Selachiern zu einer bedeutenden Entfaltung gelangt, und den grössten Theil des massiven Flossenskelets vorstellt. Von der medialen Reihe bestehen meist nur unansehnliche Reste (Fig. 233. *R'*), die aber immerhin deutlich genug sind, um der Annahme einer einstigen ausgedehnteren biserialen Anordnung der Radien am Flossenstamm das Wort zu reden. Die lateralen Radien (*R*) der Selachierflosse sind meist mehrfach gegliedert, und die Gliedstücke manchmal streckenweise in polygonale Platten umgewandelt, die wieder verschiedenartig untereinander verwachsen. Schon daraus entspringen mannichfaltige Verhältnisse, die noch durch den Uebertritt einiger der vordersten Radien an den Schultergürtel fernere Complicationen empfangen. Diese den nach vorne gerichteten Rand der Flosse einnehmenden Radien sind stets voluminöser gestaltet. Ist eine grössere Radienzahl in Articulation mit dem Schultergürtel getreten, so treffen sich meist die Basalstücke derselben zu grösseren Platten (*p. ms*) verschmolzen, denen die übrigen unverwachsenen Abschnitte dieser Radien ansitzen. Ausser dem Basalstücke (*mt*) des Flossenstammes (*B*) sitzen somit noch einige andere — häufig zwei — grössere Knorpelstücke dem Schultergürtel direct an, und darnach lassen sich drei Abschnitte am gesammten Flossenskelete unterscheiden: das Pro-, Meso- und Metapterygium.

Fig. 233.

Das Metapterygium entspricht einem Archipterygium-Reste. Das Propterygium (*p*) ist aus den zuvorderst an den Schultergürtel getretenen Radien (von denen der äusserste am freien Flossenrande

Fig. 233. Brustflossenskelet von Acanthias vulgaris. *p* Basale des Propterygiums, *mt* des Metapterygiums. *B* medialer Flossenrand. Die durch *mt* gezogene Linie deutet die Stammreihe des Archipterygiums an. Die punctirten Linien entsprechen den Radien, die grösstentheils lateral (*R R*) und nur in Rudimenten auch medial (*R'*) angnordnet sind.

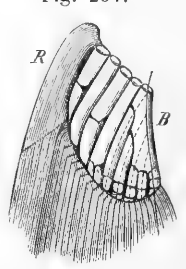
lagert) entstanden, und der zwischen beiden liegende, durch ein Basalstück mit dem Schultergürtel articulirende Abschnitt des Flossenskelets bildet das **Mesopterygium** (*ms*).

Durch bedeutende Entfaltung des Propterygiums entsteht die eigenthümliche Flossenform der Rochen, zu denen das Verhalten von Squatina hinleitet. Ein Radius ist hier zu einem Träger von Radien geworden und bildet allmählich sich nach vorne richtend einen Stamm für das Propterygium, wie ihn das Metapterygium im Stamm der Grundform (als Archipterygium) besitzt. Im Wesentlichen kommen mit den Haien auch die Chimaeren überein.

§ 332.

Von einem ähnlichen Zustande, wie das Brustflossenskelet bei den Haien erscheint, ist das bezügliche Skelet der **Ganoïden** ableitbar, welches eine peripherische Reduction derselben vorstellt (vergl. Fig. 234). Verhältnissmässig nur wenige Radien lenken dem Flossenstamme (*B*) an, und ebenso sind die am Schultergürtel sitzenden rudimentär gebildet. Die Reduction des peripherischen Flossenskelets ist bei den Teleostiern noch weiter vorgeschritten, und der ganze primäre Stützapparat der Brustflosse besteht meist aus vier bis fünf häufig sich gleichartig verhaltenden Elementen (Fig. 231. *g*), welchen eine sehr wechselnde Anzahl kleiner, immer knorpelig bleibender Stückchen peripherisch angefügt ist. Diese dienen dann als Stützen für das secundäre Skelet der Flossenstrahlen (Fig. 231. *h*). Basalstücke lassen sich nur bei Wenigen (Welse), und auch da nur schwierig auf ihre ursprüngliche Bedeutung zurückführen. Nach dem bei den Ganoïden angetroffenen Befunde müssen wir in jenen Stücken als constantesten Bestandtheil das Basale des Metapterygium, sowie einige in die Reihe der Basalia eingetretene Radien erkennen. Der gleichartigen Function gemäss sind diese in ihren ursprünglichen Beziehungen so verschiedenen Theile einander ähnlich geworden, so dass nur die Rückführung auf das Ganoïdenskelet den Zusammenhang mit dem primären Zustand aufdeckt.

Fig. 234.



In vielen Abtheilungen der Teleostier treten ausser ferneren Reductionen in der Zahl jener Stücke und untergeordneteren Formveränderungen Umwandlungen der Gesammtbeziehungen dieses ganzen Abschnittes ein; während er die Verbindung der von ihm gestützten Brustflosse

Fig. 234. Brustflossenskelet von **Acipenser ruthenus**. Das primäre (knorpelige) Skelet ist nach Entfernung eines Theiles des secundären Skelets vollständig dargestellt. *B* Basale des Metapterygiums, an welchem vier Radien sitzen. *R* Knöcherner Randstrahl des nur theilweise dargestellten secundären Flossenskelets.

mit dem Schultergürtel vermittelte, kann er sogar in letzteren eintreten und scheinbar den Theil des primären Schulterskelets vorstellen, an welchem sich die nur aus secundären Knochenstrahlen bestehende Brustflosse bewegt (Cataphracti). Auf diese Weise lässt sich von dem reich entfalteten Flossenskelete der Selachier bis zu jenem der Teleostier eine continuirliche Reihe erkennen, deren wichtigste Veränderungen in allmählichen Reductionen grösserer oder kleinerer Abschnitte bestehen. Die Reduction ist eine von der Peripherie zur Basis vorschreitende, so dass letztere den beständigsten Theil bildet. Was das primäre Flossenskelet dadurch an Längsentfaltung einbüsst, wird compensirt durch das Auftreten secundärer Ossificationen der Haut, welche wie an den unpaaren Flossen, bald gegliederte, bald auch starre, auf beiden Flächen der Flosse entwickelte Knochenstrahlen vorstellen.

§ 333.

Am Skelete der Vordergliedmaasse höherer Wirbelthiere ist die vom Archipterygium gelieferte Grundlage nicht minder als bei den Fischen nachweisbar, indem eine Knochenreihe als Stamm des Skelets besteht, an welchem laterale Knochenstücke als Radien aufgereiht erscheinen. Von einer anderseitigen schon bei den Selachiern rudimentär gewordenen Radienreihe ist keine Andeutung mehr vorhanden. Die Anordnung der Radienglieder in schräg zum Gliedmaassenstamme geordnete Reihen — eben der Richtung der primitiven Radien entsprechend — ist durch die erfolgte transversale Umgliederung verwischt (S. 417), kann aber in den niedersten Formen nicht unschwer erkannt werden. Aus der Umgliederung gehen neue, quer gerichtete Abschnitte hervor, indem quere Reihen von Radiengliedern je mit dem entsprechenden Gliedstücke des Stammes zu längeren Stücken sich entwickeln.

So erscheint zuerst unter den Enaliosauriern bei Ichthyosaurus das Basale des Archipterygiums als ein grösserer Knochen von der übrigen Masse meist gleichgrosser Stücke der Gliedmaasse gesondert, und darf als Humerus bezeichnet werden. Bei Plesiosaurus sind zwei darauffolgende, bei den ersteren noch indifferente Stücke gleichfalls voluminöser geworden, und entsprechen den Unterarmknochen: Radius und Ulna, darauf folgt eine doppelte Querreihe kleinerer Stücke, die einen Carpus vorstellen, und auf diese folgen wieder längere Knochenreihen, welche den Metacarpus und die Phalangen der Finger repräsentiren. Obgleich hiermit eine ähnliche Differenzirung wie bei andern höhern Wirbelthieren vorliegt, so sind die einzelnen diesseits des Vorderarmskelets liegenden Abschnitte jenen der höhern Wirbelthiere keineswegs homolog. Vielmehr tritt bei diesen eine andere Differenzirung ein, so dass dort der Mittelhand angehörige Stücke hier dem Carpus beizuzählen sind.

Das primitive Armskelet der höhern Wirbelthiere stellt sich nun in folgender Weise heraus: Der Stammreihe (d. h. der im Archipterygium vorhandenen Reihe von doppelseitig Radien tragenden Skeletstücken) entspricht eine Reihe von Knochen, welche mit dem Humerus beginnend an der Innenseite der Gliedmaassen gegen den ersten Finger oder Daumen verläuft. Daran sind lateral die aus den primitiven Radien hervorgegangenen Gliedreihen angefügt, welche in die vier Finger auslaufen. Die Stammreihe umfasst den Humerus, den freilich in ganz anderem Sinne als Radius bezeichneten Vorderarmknochen, zwei radiale Carpusstücke, ein metacarpales Stück und zwei Phalangen. (Vergl. die stärkere Linie auf Fig. 235.) Auf diese Stammreihe ordnen sich die von den Radien abgeleiteten Theile. Eine erste Reihe schliesst sich an den Humerus an. Sie begreift Ulna, zwei Carpusstücke, den fünften Metacarpus und die Phalangen des fünften Fingers. Eine zweite Reihe geht vom Radius aus. Wir finden in ihr das Intermedium, das ulnare Centralstück, das Carpalstück des vierten Fingers, sowie dessen Metacarpale und Phalangen. Die dritte Reihe beginnt am radialen Carpale, und setzt sich mit dem radialen Centrale in den dritten Finger fort. Endlich geht eine letzte Reihe vom Carpale des ersten Fingers aus, und verläuft mit dem Carpale des zweiten Fingers in diesen. Durch diese, vier (2—5) Finger in einem Gegensatz zum ersten Finger betrachtende Auffassung wird die fast durch die ganze Wirbelthierreihe hindurchgehende verschiedene Dignität jenes ersten Fingers (des Daumens) von seinen vier übrigen Genossen erklärlich. Der Daumen geht aus dem Endabschnitte einer Folge von Skeletstücken hervor, an welche mit den übrigen vier Fingern endende Radialstücke sich aufreihen. Diese an einer basalen Skeletstückreihe vier laterale Strahlen annehmende Auffassung benöthigt noch der Berücksichtigung einer am Humerus erscheinenden Drehung, die bereits bei den Amphibien beginnt und unter den Säugethieren beim Menschen ihren höchsten Grad erreicht, hier sogar zum grossen Theile noch während der Ontogenese nachweisbar. Diese Drehung des Humerus scheint durch Vorwärtsgreifen der Gliedmaassen, wie es beim Bewegen auf dem Boden für die von der Gliedmaasse zu leistende Initiative erfordert wird, erworben zu sein, und hat eine Aenderung der Lagebeziehungen des Vorderarms und damit auch der Hand zum Resultate. Zum richtigen Verständnisse

Fig. 235.

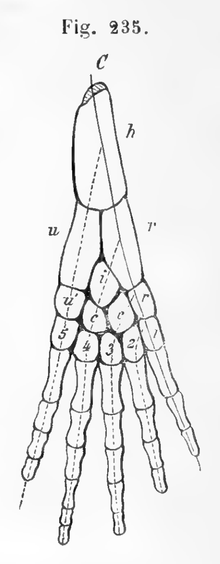


Fig. 235. Schema des primitiven Armskeletes eines Amphibium. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *i* Intermedium. *r* Radiale. *u* Ulnare. *c* Centrale. 1, 2, 3, 4, 5 Carpalstücke der distalen Reihe.

der Gliedmaasse in ihren Beziehungen zum primitiven Armskelet wird also die Drehung wieder rückläufig gedacht werden müssen, so dass der Radius mit der Radialseite der Hand in eine mediale Stellung gelangt, wodurch dann ein homologes Verhalten mit der Hintergliedmaasse eintritt.

§ 334.

Von der vorhin näher geschilderten und vom Archipterygium abgeleiteten Grundform des Gliedmaassenskeletes erhält sich ein mehr oder minder vollständiges Abbild, und gerade von den charakteristischen Verhältnissen bleiben oft in allen Abtheilungen der Wirbelthiere deutliche Spuren bestehen, gegen welche die zahllosen grösstentheils in Reductionen und Concrescenzen sich aussprechenden Abweichungen zurücktreten. Diese Modificationen erklären sich aus der Mannichfaltigkeit der Verwendung der Gliedmaasse, sowie gänzliche Rückbildungen einzelner Theile oder sogar der ganzen Gliedmaasse wieder von einer Aussergebrauchstellung abhängig sind.

Bei den Amphibien sind die beiden obern Abschnitte in bedeutender Ausbildung, bieten jedoch ausser der Verschmelzung von Radius und Ulna bei den Anuren keine so bedeutenden Differenzen als der Carpus sie aufweist.

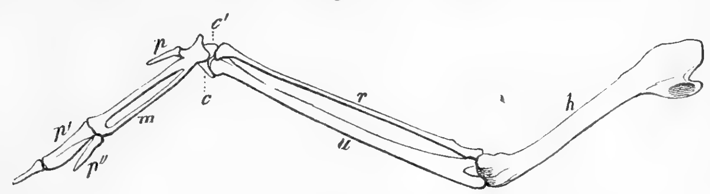
Von den primitiven Carpalstücken verschwinden einzelne an der distalen Reihe mit der häufigen Verkümmerung von Fingern, die meist auf 4 beschränkt sind, oder es können auch Verschmelzungen von zwei bis drei distalen Carpalstücken eintreten (Frösche etc.). Ebenso sind an den proximalen Carpalstücken Concrescenzen nachweisbar. So treten Verbindungen des Ulnare mit dem Intermedium bei Urodelen auf, und finden sich constant bei den Anuren. Stets einfach erscheint das Centrale.

Am Armskelet der Reptilien bestehen die einzelnen Abschnitte am wenigsten verändert bei den Schildkröten, welche nicht nur 9 Carpalstücke, sondern auch die 5 Finger vollständig besitzen. Von den drei Carpalien der ersten Reihe sind bei den Eidechsen zwei mit einander verschmolzen, sowie auch jene der zweiten Reihe bedeutendere Modificationen und beim Schwinden einzelner Finger eine Reduction aufweisen. Bedeutender ist die Veränderung des Carpus bei den Crocodilen. Das Radialstück hat hier das Uebergewicht über das Ulnare erhalten, und die zweite Carpalreihe wird nur durch einige zum Theile knorpelig bleibende Elemente repräsentirt. Dabei bieten die zwei ulnaren Finger eine Verkümmerung gegen die drei radialen dar.

Diese Verhältnisse der Hand sind bei den Vögeln, deren gesammte Vorderextremität zum Flugorgan umgewandelt ist, noch weiter ausgeprägt. Im Carpus bilden sich nur zwei Knochen (Fig. 236. *cc'*) bedeutender aus, indess ein der zweiten Carpusreihe entsprechender Knorpel mit den Basen des Metacarpus frühzeitig verwächst. In der

Hand bleiben drei Finger mehr oder minder ausgebildet, die sich bei den Saururen discret erhielten, indess bei Ratiten und Carinaten der Meta-





carpus (*m*) des zweiten und dritten, meist auch noch der des Ersten zu einem Knochenstücke verwächst. Am dritten Finger kommt noch das Rudiment eines vierten vor, das mit ersterem sich verbindet.

In der Zahl der Phalangenstücke ergeben sich von den Eidechsen bis zu den Vögeln Rückbildungen. Vom ersten Finger der Radialseite bis zum vierten besteht eine Zunahme der Phalangen von zwei bis fünf, nur der fünfte enthält eine geringere Zahl. Bei den Crocodilen ist diese Zunahme nur bis zum dritten Finger vorhanden; bei den Vögeln besitzt meist der zweite Finger zwei Phalangenstücke (Fig. 236. *p'*), der erste und dritte nur eines (*p. p''*), und nur selten besteht am ersten und zweiten Finger eine Phalange mehr. Am bedeutendsten ist die Reduction bei Apteryx, welcher nur Einen durch ein Phalangenstück repräsentirten Finger besitzt.

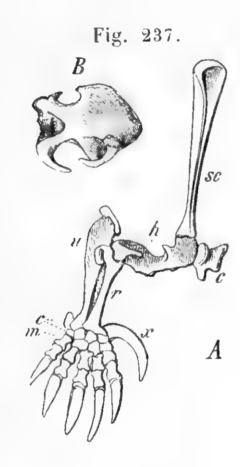
§ 335.

Die grössere Mannichfaltigkeit der Anpassungsverhältnisse an verschiedene Verrichtungen zeigt bei den Säugethieren bedeutendere Verschiedenheiten im Baue des Armskelets. Wir finden an demselben nur zwei vorzüglich an dem Endabschnitte sich charakterisirende Formenreihen, von denen die eine durch die Erhaltung sämmtlicher Skelettheile ausgezeichnet ist. Wenn sie auch durch Verkümmerung einzelner Finger oder völliges Schwinden derselben viele Modificationen bietet, so ist hier der Extremität doch ein mehrseitiger Gebrauch erhalten. Eine freiere Beweglichkeit der beiden Knochen des Vorderarmes, sowie die Verbindung der Hand mit einem derselben, enthebt die Vorderextremität ihrer niederen Function als blosser Stützapparat, indem sie sie auf höherer Stufe zum Greiforgane umgestaltet. Die letztere Erscheinung kommt sowohl bei den Didelphen als auch bei den Monodelphen zum Ausdruck und erreicht ihre höchste Form bei den Primaten. Der Carpus besitzt die drei primitiven Stücke der ersten Reihe; Radiale (Scaphoïd), Ulnare (Triquetrum) und Intermedium (Semilunare).

Fig. 236. Armskelet von Ciconia alba. *h* Humerus. *u* Ulna. *r* Radius. *c c'* Carpus. *m* Metacarpus. *p p' p''* Phalangen des 1—3 Fingers.

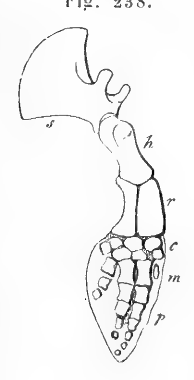
Nicht selten kommt auch noch ein Centrale vor (Nager, Insectivoren, Halbaffen, selbst beim Orang und frühzeitig schwindend beim Menschen). Die Carpalknochen der distalen Reihe bieten regelmässig die Verschmelzung der beiden ulnaren zu einem Hamatum dar (vergl. Fig. 239. *I. II*). Einen besonderen, dem Ulnarrand des Carpus und zwar meist dem Triquetrum angefügten Knochen, der nicht den übrigen Carpalknochen gleichwerthig beurtheilt werden darf, bildet das Pisiforme, das bei vielen eine sehr bedeutende Grösse erreicht. Es findet sich schon bei Reptilien und ist als einziger Rest einer bei Enaliosauriern reicheren Reihe nachweisbar.

Fig. 237.



Die aus dieser Formenreihe hervorgebildeten Modificationen stehen wieder in engstem Connexe mit der Verrichtung, und wir treffen in ihnen sowohl beträchtliche Verlängerungen einzelner Abschnitte bei der Verwendung des Armes zum Flugorgane (Chiroptera), sowie auch Verkürzungen und massivere Gestaltungen einzelner Theile in vielen Fällen, wo der Arm gleichfalls in vorwiegend einseitige Verwendung wie beim Graben etc. kommt, wofür manche Edentaten, dann der Maulwurf etc. Beispiele liefern (vergl. Fig. 237). Ebenso können die Cetaceen hierher zählen. Die Vorderextremität derselben bildet ein in seinen einzelnen Abschnitten wenig bewegliches Ruderwerkzeug, dessen einzelne Skeletelemente sogar jede Gelenkverbindung verlieren können und zu einer ungegliederten flossenartigen Masse häufig unter Vermehrung der Phalangenzahl der Finger vereinigt sind (Fig. 238).

Fig. 238.



Bei einer anderen Reihe wird die Vorderextremität blosses Stütz- und Bewegungsorgan, unter Rückbildungen einzelner Finger. Dass hier kein primärer Zustand vorliegt, ergibt sich aus der relativen Stellung der Vorderarmknochen, aus der eine Abstammung von der in der ersten Reihe aufgeführten Form der Gliedmaassen zu ersehen ist. Bei den Meisten sind Radius und Ulna unbeweglich verbunden, was bis zu einer Rückbildung einzelner Theile dieser Knochen mit völliger Verwachsung derselben führen

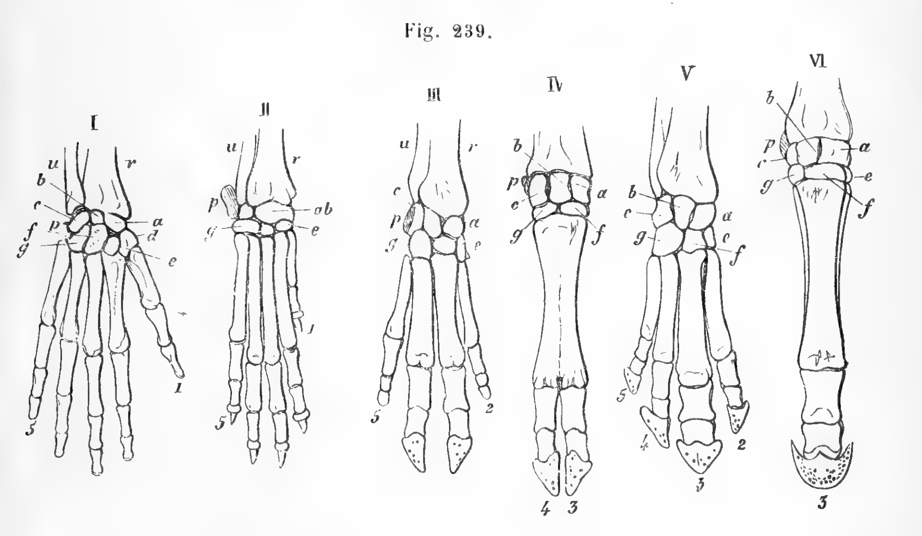
Fig. 237. Vorderextremität von Talpa europaea. *sc* Scapula. *i* Clavicula. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *c* Carpus. *m* Metacarpus. *x* Accessorischer Knochen. *B* Humerus in der Flächenansicht.

Fig. 238. Vordere Extremität eines jungen Delphin. *s* Scapula. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna *c* Carpus. *m* Metacarpus. *ph* Phalangen.

kann. So erscheinen sie bei den Artiodactylen, unter denen bei den Wiederkäuern das distale Ende der Ulna rudimentär wird. Bei den Tylopoden und Einhufern ist letzteres ganz geschwunden und der obere Theil der Ulna ist mit dem Radius zu Einem Knochen vereint.

Der Carpus wird stets nur aus zwei Reihen gebildet, indem ein Centrale nicht mehr vorkommt. Je nach dem Verhalten der Finger lassen sich zwei Abtheilungen, Perissodactyle und Artiodactyle, unterscheiden. Beiden Abtheilungen fehlt beständig der erste Finger

Fig. 239.



und bei den Artiodactylen ist der dritte und vierte vorwiegend entfaltet (Fig. 239. *III. IV*), so dass die beiden anderen (2 und 5) oft nicht zur Berührung des Bodens kommen (Schweine, mehrere Moschusthiere). Dann geht der fünfte Finger verloren, so dass nur der dritte und vierte entwickelt sind und der zweite einen unansehnlichen Anhang vorstellt (Anoplotherium). Das Uebergewicht des dritten und vierten Fingers wird noch bedeutender durch die Verschmelzung der beiden Metacarpalien (Fig. 239. *IV*), indess der zweite und fünfte Finger rudimentär wird (Rinder, Schafe, Hirsche etc.). Die Reihe der Perissodactylen beginnt gleichfalls mit vierfingerigen Handformen, aber hier besitzt nur Ein Finger (der dritte) das Uebergewicht (Tapire) (Fig. 239. *V*). Mit Rückbildung des fünften schon im letzten Falle kleinsten Fingers (Palaeotherium) schliesst sich der zweite und vierte Finger dem dritten als Anhang an (Hipparion) und durch die Reduction

Fig. 239. Handskelete von Säugethieren. *I.* Mensch. *II.* Hund. *III.* Schwein. *IV.* Rind. *V.* Tapir. *VI.* Pferd. *r* Radius. *u* Ulna. *a* Scaphoïd. *b* Lunare. *c* Triquetrum. *d* Trapezium. *e* Trapezoïd. *f* Capitatum. *g* Hamatum. *p* Pisiforme.

der beiden seitlichen Finger auf ihre blossen Metacarpalstücke, die als »Griffelbeine« dem ansehnlichen Metacarpus des dritten Fingers angelagert sind (Fig. 239. *VI*), wird der letztere zur einzigen Stütze der Gliedmaasse (Equus).

Die Zahl der Phalangen der einzelnen Finger bietet nur bei den Walthieren eine Vermehrung dar, bei allen Uebrigen ist sie für den ersten Finger auf zwei, für alle anderen auf drei beschränkt.

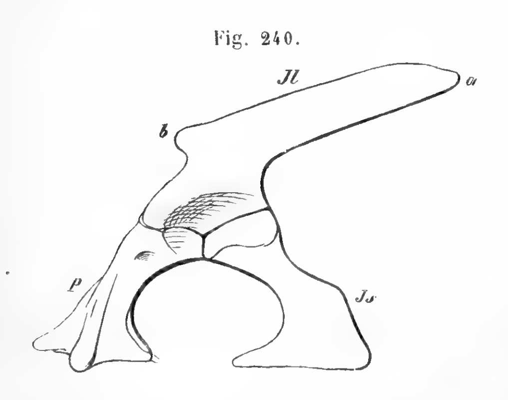
Beckengürtel.

§ 336.

Der Beckengürtel der Wirbelthiere bietet eine ähnliche Reihe von Erscheinungen, wie sie am Brustgürtel dargestellt wurde, jedoch mit den der Verschiedenartigkeit der Leistungen der hinteren Extremität entsprechenden Modificationen. Die Homologie beider Skeletabschnitte wird daher um so vollständiger zu erkennen sein, je gleichartiger die Functionen beider Extremitäten sind, und diese Gleichartigkeit wird um so vollständiger sich finden, je niederer die Stufe der Differenzirung ist.

Wie dem Schultergürtel liegt auch dem Beckengürtel ein einfaches Knorpelstück zu Grunde. Dieses bildet bei den Selachiern nur selten Fortsätze in dorsaler Richtung und zeigt bei einzelnen eine Tendenz zur Theilung in zwei. Einheitlich erhält es sich bei den Dipnoï. Bei den Ganoïden und Teleostiern sind beide Hälften des ossificirten Skelettheiles durch mediane Bandverbindung, zuweilen durch Naht, in Zusammenhang. Sie erleiden bedeutende Lageveränderungen, indem sie verschieden weit nach vorne gegen den Schultergürtel gerückt sein können (Pisces thoracici), und endlich sogar mit diesem sich verbinden (Pisces jugulares).

Fig. 240.



Bei den Amphibien wird durch die Verbindung der beiden Beckenknochen mit der Wirbelsäule die Grundform des Beckens der höheren Wirbelthiere angebahnt; zugleich lassen sich an der Verbindungsstelle mit dem Femur zwei Abschnitte unterscheiden: der dorsale, einem Querfortsatze angeheftete, wird als Darmbein (Ilium), der ventrale, median mit dem

Fig. 240. Linksseitige Ansicht des Beckens von Monitor. *Il* Darmbein. *Is* Sitzbein. *P* Schambein. *a* hinteres Ende des Darmbeines. *b* vorderer Höcker.

der andern Seite verbundene als Scham-Sitzbein bezeichnet (Urodelen). Eine Modification erleidet diese Form bei den Anuren (vergl. Fig. 195), indem die langen und schmalen Darmbeine (*il*) sich mit den zu einer senkrechten Scheibe umgewandelten und unter einander verschmolzenen Scham-Sitzbeinen (*is*) vereinigen.

Bedeutendere Entfaltung empfängt das Ilium der Reptilien, welches bei Chamaeleo einer Scapula auffallend ähnlich ist, und sogar von einer einem Suprascapulare homologen Knorpelplatte überragt wird. Mehr in die Länge gestreckt erscheint es bei den Eidechsen (Fig. 240. *Il*), kürzer und breiter bei den Crocodilen (Fig. 241. *Il*). Die Richtung des Knochens geht nach vorne, so dass seine Sacralverbindung hinter dem Acetabulum liegt. Bei Eidechsen und Schildkröten geht der ventrale Theil des Beckens vom Acetabulum her in zwei divergente Stücke aus (Fig. 240), die eine weite Oeffnung, das Foramen obturatum umschliessen. Der vordere Schenkel ist das Schambein (*P*), der hintere das Sitzbein (*Is*). Beide Knochen jeder Seite zeigen verschiedene Grade der medialen Verbindung unter sich, die sogar aufgehoben sein kann. Damit geht die Selbständigkeit der beiderseitigen Foramina obturata verloren und beide vereinigen sich median zu einer gemeinsamen, vorne von beiden Schambeinen, hinten von beiden Sitzbeinen umschlossenen Oeffnung. Beide ventrale Schenkel des Hüftbeins sind somit distal getrennt. Hiervon ist das Becken der Crocodile in manchen Puncten verschieden, indem von der im Grunde durchbrochenen Pfanne (Fig. 241) ein einziger Knochen (*Is*) ventralwärts abgeht, der mittelst zweier Fortsätze (*x. y*) mit dem Ilium sich verbindet. Man hat diesen Knochen als »Schamsitzbein« aufgefasst, indess auch Gründe bestehen, ihn als Sitzbein zu deuten, in welchem Falle ein ausserhalb des Acetabulums liegender, mit dem vorderen Pfannenfortsatze des Sitzbeines articulirender Knochen (*P*) erscheint, der mit dem anderseitigen in die vordere Bauchwand convergirend, als Schambein sich darstellt.

Hieran reihen sich die Becken der fossilen Dinosaurier, deren Ilium durch einen langen nach vorne gerichteten Fortsatz ausgezeichnet ist, von welchem die lebenden Saurier wie die Croco-

Fig. 241.

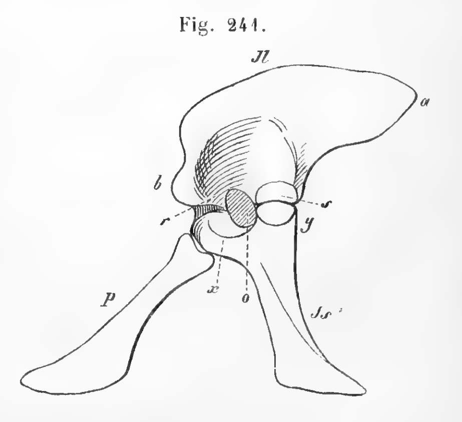
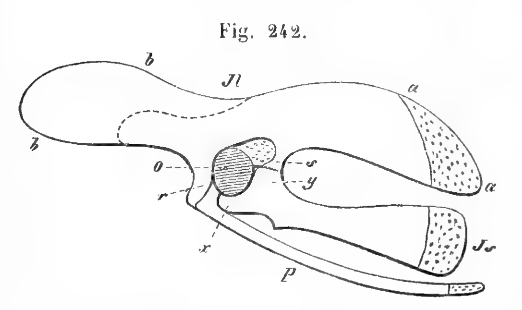


Fig. 241. Linksseitige Ansicht des Beckens von Alligator lucius. *x y* zwei Aeste des Sitzbeines, welche mit *r s*, zwei Fortsätzen des Darmbeines eine im Pfannengrund befindliche Durchbrechung *o* umschliessen. Uebrige Bezeichnung wie in vorhergehender Figur.

dile nur eine Andeutung zeigen (Figg. 240, 241. *b*). Die Pfanne erscheint gleichfalls durchbrochen und verbindet sich mit einem langen schräg nach hinten und abwärts gerichteten Sitzbeine, das mit dem anderseitigen nicht vereinigt ist. Vom vorderen Pfannenrande geht in parallelem Verlaufe mit dem Sitzbein ein langes, gleichfalls freiendendes Schambein aus.

In diesem Verhalten liegt das Wesentliche des Beckens der Vögel (Fig. 242). Das Darmbein (*Il*) erstreckt sich hier nicht nur weit nach hinten (*aa*), sondern lässt auch den vorderen Fortsatz zu einer breiten Platte (*bb*) sich gestalten, die längs des Lendenabschnittes der Wirbelsäule sich erstreckt, und sogar noch auf den thoracalen übergreift, wodurch sie eine beträchtliche Anzahl von Wirbeln ins Bereich des Beckens zieht. Von der durchbrochenen Pfanne aus tritt das Sitzbein (*Is*) ziemlich parallel dem hinteren Darmbeinstücke nach hinten und ähnlich verläuft das schwache mit einem kleinen Abschnitte an der Pfanne betheiligte Schambein (*P*), dessen das Sitzbein überragende Enden meist convergiren und beim afrikanischen Strausse sogar eine Symphyse bilden. Zwischen Darm- und Sitzbein, wie zwischen diesem und dem Schambein treten verschiedenartige Verbindungen ein.

Fig. 242.



Bedeutend verschieden ist das Becken der Säugethiere. Während die primitive Sacralverbindung bei Reptilien wie Vögeln entweder in gleicher Höhe mit dem Acetabulum oder sogar postacetabular sich findet, liegt sie bei den Säugern stets vor der Pfanne, so dass das Ilium von vorne nach hinten gerichtet ist, und der bei Vögeln hintere Rand des Iliums dem vorderen des Säugethier-Darmbeines entspricht. Von den Amphibien aus entstehen demnach zwei divergente Darmbein-Stellungen. Bei den urodelen Amphibien ist es von der Sacralverbindung gerade nach aussen und abwärts gerichtet. Bei Reptilien und Vögeln schräg vorwärts, und bei Säugern dagegen schräg caudalwärts. Der ventrale Theil des Beckens umschliesst ein Foramen obturatum, und bildet mit dem anderseitigen einen ventralen Abschluss.

Die drei aus Verknöcherung des jederseitigen Beckenknorpels hervorgehenden Stücke bleiben länger selbständig, verschmelzen aber gleichfalls zu einem einzigen »Hüftbein«, an welchem man sie als in der

Fig. 242. Linksseitige Ansicht eines Vogelbeckens. Der punctirte Abschnitt bezeichnet den durch Knorpelwachsthum sich nach hinten verlängernden Theil der drei Stücke des Beckens. Die punctirte Linie grenzt den ohne Betheiligung von Knorpel nach vorne wachsenden Theil des Darmbeines ab. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

Pfanne vereinigte Abschnitte unterscheidet. Das Darmbein verbindet sich mit wenigen Wirbeln. Auch das Sitzbein kann z. B. bei Edentaten (Dasypus, Bradypus) mit falschen Sacralwirbeln Verbindungen eingehen. Die Verbindung der beiden ventralen Schenkel in einer Scham-Sitzbeinfuge kommt noch bei den Beutelthieren, vielen Nagern und den meisten Artiodactylen und Perissodactylen vor, und bedingt eine langgestreckte Form des Beckens. Bei Insectivoren und Carnivoren beschränkt sich die Verbindung mehr auf die beiden Schambeine, und in den höheren Ordnungen findet dies noch entschiedener statt.

Als eine selbständige Anpassung und keineswegs in Beziehung mit den offenen Becken der Vögel, besteht bei manchen Insectivoren und Chiroptern an der Stelle der Schambeinsymphyse eine blosse Bandverbindung, welche bei weiblichen Individuen sogar eine bedeutendere Ausdehnung erhalten kann (Erinaceus).

Bei dem Mangel einer hinteren Extremität erliegt auch der Beckengürtel einer Rückbildung. So wird er bei den Cetaceen meist durch zwei sowohl unter sich als auch von der Wirbelsäule getrennte Knochen dargestellt, welche rudimentäre Scham-Sitzbeine vorstellen.

Vor den Schambeinen finden sich bei Monotremen und Beutelthieren noch zwei besondere Knochenstücke, die gerade oder schräg nach vorne gerichtet sind, und wegen ihrer Beziehungen zum Marsupium (vergl. S. 426) als Beutelknochen (Ossa marsupialia) bezeichnet werden. Sie zeigen sehr differente Ausbildungsgrade und können zu unansehnlichen Knorpelrudimenten rückgebildet sein (Thylacinus).

Hintere Extremität.

§ 337.

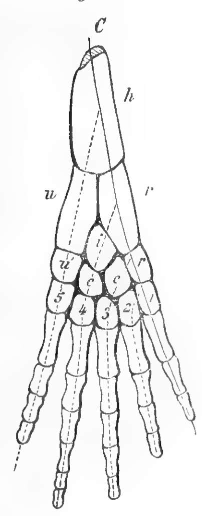
Die für die Vorderextremität geschilderten Einrichtungen greifen in ähnlicher Weise auch für die hintere Gliedmaasse Platz. Sie bildet bei den Fischen die Bauchflosse. Ihr Skelet zeigt bei den Selachiern eine ähnliche Beschaffenheit wie jenes der Brustflosse und als bedeutendste Verschiedenheit kann im Vergleiche mit jener ein geringerer Reichthum von Radien und ein einfacheres Verhalten derselben angeführt werden. Nur wenige Radien sind vom Flossenstamme zum Beckengürtel getreten. Gewöhnlich ist das Basale des Flossenstammes beträchtlich verlängert. Die dem Basalstück folgenden Endstücke gehen bei den Männchen eine besondere Veränderung ein, indem sie in eine Halbrinne differenzirt als Begattungsorgan fungiren. Sie erscheinen dann durch ihre bedeutende Grösse wie Anhänge der Bauchflosse.

Aus einer der Reduction des Brustflossenskelets sehr ähnlichen peripherischen Rückbildung ist das Skelet der Bauchflosse bei Ganoïden ableitbar, und von diesen jenes der Teleostier. Doch zeigt sich ent-

sprechend der geringeren Entwickelung der gesammten Bauchflosse meist eine bedeutende Vereinfachung, sowohl im Volum als in der Anzahl der einzelnen Stücke. In beiden Abtheilungen findet dieselbe Betheiligung des Hautskelets an Flächenvergrösserung der Bauchflosse statt, wie es für die Brustflosse aufgeführt ward.

Bezüglich der Vergleichung der Hinterextremität der höheren Wirbelthiere mit der Bauchflosse der Fische, muss wieder vom Archipterygium ausgegangen werden, welches wie dort als der niederste Zustand erscheint. Die Gliederung der Extremität in einzelne Abschnitte bildet gleichfalls eine Wiederholung des am Armskelete getroffenen Verhaltens. Wir unterscheiden im Oberschenkel Femur, im Unterschenkel Tibia und Fibula, an welche der Fuss mit dem Tarsus, Metatarsus und den Phalangen als Endabschnitt sich anreiht. Die vier Zehen lassen sich mit den sie tragenden Skelettheilen gleichfalls als Glieder von Radien betrachten, die von einer vom Femur durch Tibia zur Innenzehe verlaufenden Knochenreihe ausgehen (vergl. die in nebenstehender Figur gezogene Linie), und die damit der Innen- oder grössen Zehe zukommende Verschiedenheit bei der primären Constitution des Fussskelets äussert sich, ähnlich wie am Daumen der Hand, durch grössere Selbständigkeit im Vergleiche mit den übrigen Zehen.

Fig. 243.



Auch bei den höheren Wirbelthieren ist somit die Gleichartigkeit des Baues beider Gliedmaassen in den Skeletverhältnissen deutlich zu erkennen; bei den Enaliosauriern sind die Skelettheile der Hinterextremität eine vollständige Wiederholung jener der vorderen, und selbst bei einem Theile der Amphibien (den Urodelen) treffen wir im Hauptsächlichsten ein gleiches Verhalten, so dass es einer einzelnen Aufführung nicht weiter bedarf. Da sich bei den meisten Urodelen die Fünfzahl der Endstücke oder Zehen der Hintergliedmaassen erhält, so ist die Uebereinstimmung mit der primitiven Form noch deutlicher als am Armskelete. Bei Cryptobranchus bestehen sogar die beiden Centralia. Dagegen ist bei den Anuren eine bedeutendere Veränderung vorzüglich am tarsalen Abschnitte ausgeprägt, während das Femur, sowie auch die Knochen des Unterschenkels nur untergeordnete Modificationen darbieten, zu welchen die Verschmelzung der letzteren zu Einem Stücke gehört. An der Stelle dreier Tarsalstücke treffen wir nur zwei sehr lange aber an den Enden häufig verschmolzene Knochen,

Fig. 243. Schema der Hinterextremität eines Amphibium. *H* Femur. *r* Tibia. *u* Fibula. *i* Intermedium. *r* Tibiale. *u* Fibulare. *c c* Centralia. 1, 2, 3, 4, 5 Tarsalstücke der distalen Reihe.

als Astragalus und Calcaneus bezeichnet. Der erstere wird aus der Verbindung des Tibiale und Intermedium hervorgegangen sein, da eine solche bei den Reptilien wenigstens in grosser Verbreitung sich trifft. Der Calcaneus dagegen entspricht dem Fibulare der Urodelen. Auch die distale Reihe der Tarsusknochen bietet bedeutende Reductionen, die besonders an den äusseren sich geltend machen.

§ 338.

Bei den Schildkröten ist bei unwichtigen Modificationen der grösseren Stücke der Extremität eine allmähliche Concrescenz einzelner Knochen des Tarsus bemerkbar, welche für das Verständniss des Fussskelets sowohl der übrigen Reptilien als auch der Vögel belangreich ist. Ein Intermedium ist mit dem Tibiale zu einem Astragalus vereinigt, und diesem ist noch das Centrale angeschlossen, oder auch völlig mit ihm verschmolzen. Ebenso stellt das vierte und fünfte Tarsale einen einzigen Knochen, das Cuboïdes, vor. Durch die Entstehung eines Knochenstückes aus Knochen der ersten Tarsalreihe und durch die feste Verbindung dieses Stückes mit Tibia und Fibula tritt eine eigenthümliche Articulationsweise des Fusses auf. Er bewegt sich in einem Intertarsalgelenk. Etwas verschieden gestaltet sich das Fussskelet der Crocodile. Tibia und Fibula articuliren hier mit zwei Knochen, davon das fibulare durch einen nach hinten gerichteten Fortsatz ausgezeichnete Stück als Calcaneus die grösste Beweglichkeit besitzt. Der der Tibia verbundene grössere Knochen ist dem schon bei Schildkröten verschmolzenen Tibiale, Intermedium und Centrale gleich zu setzen. Ihm articulirt ein Knorpelstück, das sich enger mit dem Metatarsus verbindet, während mit dem Fibulare ein Cuboïdes articulirt. Durch die Selbständigkeit des Fibulare wird eine erst bei den Säugethieren wieder auftretende Eigenthümlichkeit dargestellt, die den Crocodilfuss von jenem der übrigen Reptilien unterscheidet, mit welchem er sonst übereinstimmt. Bei den

Fig. 244.

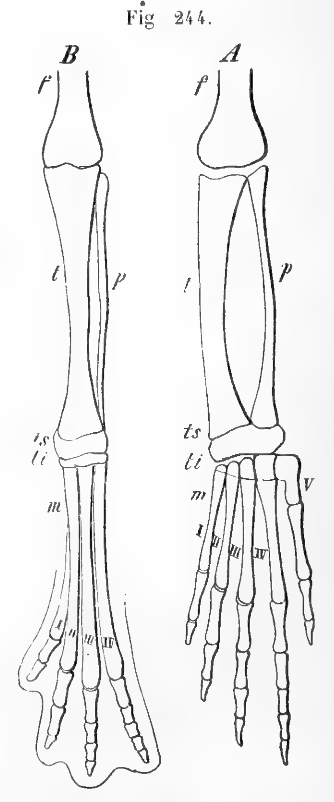


Fig. 244. Fussskelet eines Reptils (Eidechse) (*A*) und Vogels (*B*), letzteres im embryonalen Zustande dargestellt. *f* Femur. *t* Tibia. *p* Fibula. *ts* Oberes, *ti* unteres Tarsusstück. *m* Mittelfuss. *I*—*V* Metatarsalstücke der Zehen.

Eidechsen besteht ein ähnliches Verhältniss, und der aus der Verschmelzung von vier primären Elementen hervorgegangene Tarsalknochen (Fig. 244. *A. ts*) zeigt in seiner Anlage keine Andeutung seiner einzelnen Bestandtheile mehr. Indem sich so ein Tarsalabschnitt zunächst nur functionell mit dem Unterschenkel verbindet, geht der Tarsus (*ti*) Verbindungen mit dem Metatarsus ein, so dass die Zahl seiner Stücke sich dadurch verringert. Am vollständigsten scheint dies bei den Dinosauriern der Fall gewesen zu sein, deren Tarsus durch zwei an Tibia wie an Metatarsus angeschlossene Stücke vorgestellt ward.

In diesen Einrichtungen sehen wir eine Vorbildung des Baues des Vogelfusses, der im embryonalen Zustande (Fig. 244. *B*) die bei Reptilien bleibend gegebenen Verhältnisse zeigt. Am Unterschenke treffen wir Tibia (*t*) und Fibula (*p*), die letztere bis zum Tarsus reichend. Der Tarsus legt sich aus zwei immer getrennten Knorpelstücken an, das obere (*ts*) ist zweifellos dem bei Reptilien aus vier Elementen sich zusammensetzenden Knochen homolog, das untere (*ti*) entspricht der distalen Reihe von Tarsusknochen. Es besteht also hier ein Vererbungszustand von Einrichtungen, für welche in niederen Abtheilungen Vorbereitungen getroffen sind. Den Metatarsus bilden ursprünglich gleichfalls fünf discrete Knorpelstücke, von denen aber nur vier (*B. I—IV*) mit Zehen sich verbinden, indess das fünfte bald verschwindet, indem es völlig mit dem unteren Tarsusstück verschmilzt. Die Veränderung des embryonalen Verhältnisses zeigt sich am Unterschenkel in einer Rückbildung der Fibula (Fig. 245. *b'*), welche später wie ein unansehnlicher, niemals den Tarsus erreichender Anhang (*b'*) der Tibia (*b*) ansitzt. Mit der Tibia verwächst der obere Tarsalknorpel und bildet ihren Gelenkkopf, der untere Tarsalknorpel vereinigt sich mit dem durch Verschmelzung der drei längeren Metatarsusknochen entstehenden einheitlichen Stücke (*c*), an welchem Trennungsspuren meist nur noch am distalen Ende durch die einzelnen Capitula fortbestehen (Fig. 245. *c'*). Das Metatarsusstück der ersten oder Innenzehe erhält sich selbständig, und bleibt meist ein kleiner dem grossen »Laufknochen« (Tarso-Metatarsus) angefügter Anhang. Am Vogelfusse sind somit die bei den Reptilien ausgesprochenen Einrichtungen weiter entwickelt; die Theile, welche dort nur feste Verbindungen zeigten, sind verschmolzen, aber die Bewegung des Fusses findet in demselben Intertarsalgelenke statt.

Fig. 245.

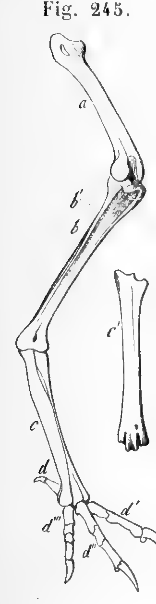


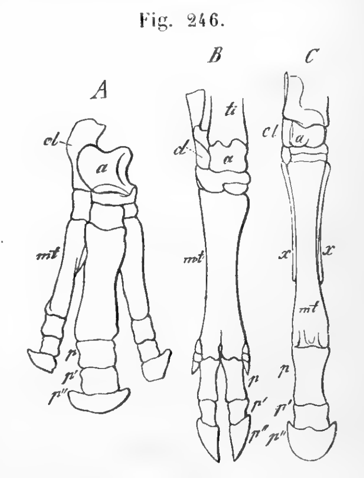
Fig. 245. Hintere Extremität von Buteo vulgaris. *a* Femur. *b* Tibia. *b'* Fibula. *c* Tarso-Metatarsus. *c'* Dasselbe Stück isolirt von vorne gesehen. *d d' d'' d'''* Vier Zehen.

Bezüglich her Zehen treffen wir, abgesehen von den Rückbildungen innerhalb engerer Abtheilungen, die Fünfzahl auch bei Reptilien vorherrschend; erst bei den Vögeln sinken sie auf vier oder drei, sogar auf zwei (Struthio). Die Phalangen der Zehen zeigen im Allgemeinen eine Zunahme von der aus zwei Stücken bestehenden Innenzehe an bis zur vierten Zehe, an der man fünf Phalangen zählt. Dies gilt für Eidechsen, Crocodile und Vögel. Eine geringere Zahl besitzen Amphibien und Schildkröten.

§ 339.

Durch die eigenthümlichen Differenzirungen, welche das Skelet der Hintergliedmaasse der Reptilien und Vögel eingeht, stellen sich die Säugethiere bezüglich des Skeletes erst mit den Amphibien in Beziehung. Im Allgemeinen sind die Umgestaltungen weniger mannichfaltig als an der Vordergliedmaasse, entsprechend der grösseren Gleichartigkeit der Leistungen, welchen die Hintergliedmaasse vorsteht.

Von den Skelettheilen des obern Abschnitts ist das Femur in der Regel, besonders bei Ungulaten, aber auch bei vielen Anderen der kürzere. Bei den Perissodactylen, manchen Nagern u. a. ist es durch einen dritten Trochanter ausgezeichnet. Am Unterschenkel spielt die Tibia die Hauptrolle, die Fibula wird häufig, besonders bei Wiederkäuern und Einhufern rudimentär. Bei den ersteren erhält sich das distale Endstück, welches mit der Tibia wie mit dem Tarsus (Astragalus) articulirt, und anscheinend dem letzteren zugetheilt wird. Auch vollständige Verwachsungen von Tibia und Fibula kommen zuweilen vor (z. B. bei Nagern, Insectivoren).



Den am meisten charakteristischen Abschnitt bildet der Tarsus, der sich dem Unterschenkel mit 2 Stücken anschliesst, aber meist nur an einem, dem Artragalus, eine Articulation, das sogenannte Sprunggelenk besitzt. An dem zweiten Knochen, dem Calcaneus, ist die bei Crocodilen angedeutete Fortsatzbildung weiter entwickelt. Das Centrale erhält sich selbständig, rückt aber, als Naviculare bezeichnet, an den innern Fussrand vor. Mit dem Calcaneus bietet es bei einigen Prosimiae eine bedeutende Verlängerung dar (Macrotarsi). Von den fünf distalen Knochen sind die zwei äusseren stets nur durch

Fig. 246. Fussskelete von Säugethieren. *A* Rhinoceros. *B* Rind. *C* Pferd. *ti* Tibia. *a* Astragalus. *cl* Calcaneus. *mt* Metatarsus. *xx* Metatarsus-Rudimente. *p p' p''* Phalangen.

Einen, das Cuboïdes, vertreten, die drei inneren bleiben zumeist getrennt; sie stellen die Keilbeine vor. Mit der Verminderung der Zehen tritt häufig auch an den letzteren eine Reduction ein, sie können sogar mit dem Metatarsus verschmelzen, wie z. B. bei Faulthieren. Auch das Cuboïdes kann mit dem Naviculare verschmelzen (Wiederkäuer). Bezüglich des Mittelfusses und der Zehen ergeben sich im Allgemeinen ganz ähnliche Modificationen wie am Handskelete. Während in der einen Abtheilung fünf, nur geringe Unterschiede besitzende Zehen fortbestehen, von denen häufig nur die Innenzehe vorkommt, treffen wir in der anderen Reihe die Reductionen in einem grossartigeren Maassstabe ausgeführt und bei den Artiodactylen (Fig. 246. *B*) mit der Verschmelzung der Metatarsusknochen der dritten und vierten Zehe, bei den Perissodactylen dagegen mit der vorwiegenden Ausbildung der Mittelzehe geendet (Fig. 246. *A. C*). Die Zahl der Phalangenstücke correspondirt jener der Finger.

Muskelsystem.

§ 340.

Das Muskelsystem der Wirbelthiere sondert sich in der Embryonalanlage aus dem mittleren Keimblatte, und bietet sowohl an dem aus einem Theile der Urwirbel wie aus dem aus den Hautplatten hervorgehenden Abschnitte eine der Metamerie des gesammten Körpers entsprechende Gliederung dar. Vor der Differenzirung des Skelets stellt die unter dem Integumente lagernde Muskulatur mit jenem einen Hautmuskelschlauch vor, jenem gegliederter wirbelloser Thiere in vielen Beziehungen ähnlich, wenn auch nicht geradezu von einem solchen ableitbar.

Die Beziehungen zum Skelete und die Herausbildung einer Skeletmuskulatur, sind somit in dem Maasse secundär erworben, als sie an die Ausbildung des Skelets geknüpfte Einrichtungen sind. Bei Amphioxus, dessen Skelet wesentlich in der Chorda dorsalis besteht, ist das Muskelsystem wenigstens am Rumpftheile des Körpers ohne jene Beziehungen und nur an dem die respiratorische Vorkammer des Tractus intestinalis umschliessenden Vorderabschnitte des Körpers scheinen Verbindungen mit dem Visceralskelet zu bestehen. Die gesammte Muskulatur ist in zwei seitliche Längsmassen geordnet, die nur dorsal und ventral, durch Bindegewebe von einander getrennt sind. Diese Längsmuskelzüge sind wieder durch bindegewebige Septa in eine Reihe von Metameren geschieden und jene Septa dienen ebenso zum Ursprunge wie zur Insertion der zwischen ihnen gerade verlaufenden Fasern. Während diese Muskelmasse dorsal sich längs des ganzen Körpers erstreckt, wird sie ventral am vordern Körperabschnitte durch die Beziehungen zum Visceralskelet modificirt.

Auch bei den Cyclostomen ist der grösste Theil der Muskulatur

noch ohne unmittelbare Verbindung mit dem Skelete, indem die oberflächlichen Lagen wieder nur mit Bindegewebe in Zusammenhang stehen, und jene Metameren bildenden Septa über den ganzen Rumpf- und Caudaltheil des Körpers vorkommen. Doch erscheint sowohl am Kopfe wie am Visceralskelet eine selbständige Sonderung einzelner mit Skelettheilen verbundener Muskeln.

In dem Maasse als die Ausbildung des Skelets die Verbindung der Muskulatur mit demselben hervorruft, und mit seiner weitern Differenzirung auch die primitive Gleichartigkeit der Hauptmuskelmassen des Körpers auflöst, geht die ursprüngliche Bedeutung dieser Muskulatur verloren, und es tritt zugleich eine Scheidung ein, welche sich einerseits in dem Auftreten einer Skeletmuskulatur, andrerseits in der eigenartigen Entfaltung des nicht mit dem Skelete sich verbindenden Restes des Gesammtmuskelsystems zu einer Hautmuskulatur ausspricht. Demgemäss erfordert die Hautmuskulatur von jener des Skelets eine gesonderte Darstellung.

Hautmuskeln.

§ 341.

Indem wir die Hautmuskeln als ursprünglich mit jenen des Skelets einen gemeinsamen Complex bildend ansehen, sind sofort jene Muskeln davon zu trennen, welche der Haut als solcher angehören. Diese grösstentheils durch glatte Elemente dargestellten Theile sind secundäre Gebilde, Differenzirungen des Integuments, wie sie ebenso auch an vielen aus dem letzteren entstandenen Organen vorkommen.

Dass unter den Cyclostomen ein Theil der Rumpfmuskulatur durch mangelnde Verbindung mit Skelettheilen im Wesen als Hautmuskeln erscheint, ist vorhin erwähnt worden, und selbst bei Selachiern wie bei den übrigen Fischen steht ein bedeutender Theil der grossen seitlichen Rumpfmuskelmassen nur durch die vom Skelete ausgehenden sehnigen Zwischenbänder mit diesem in Zusammenhang, ist daher noch nicht zur Skeletmuskulatur in dem Sinn geworden, dass Ursprung und Ende eines Muskelsbündels Skelettheilen angefügt ist. Aus diesem mehr indifferenten Verhalten wird das Fehlen gesonderter Hautmuskeln begreiflich. Doch erscheinen wenigstens in der äussern Wand der respiratorischen Vorkammer bei Selachiern deutliche Hautmuskellagen als Theile eines gemeinsamen Constrictors.

Auch an manchen andern Körperstellen finden sich nicht mit den grossen Seitenmuskeln zusammenhängende subcutane Muskeln, denen eine längs der Seitenlinie der Teleostier verlaufende, durch intensivere Färbung ausgezeichnete Schichte beizuzählen sein wird. Bei den Amphibien treten Hautmuskeln theils am Kopfe zur Bewegung der Nasenöffnungen, theils — bei Anuren — in der Nähe des Steisses auf. Die an

den äusseren Nasenöffnungen liegenden Muskeln kommen reicher entwickelt auch den Reptilien zu. Eine functionell bedeutende Wichtigkeit erreichen Hautmuskeln bei den Schlangen. An der Haut des Bauches treten nämlich kleine Muskelbündel zu den Schuppen des Integumentes und bewirken, durch eigene von den Rippen kommende Portionen verstärkt, eine bei der Locomotion bedeutungsvolle Bewegung der Schuppen.

Die Vögel besitzen grössere platte Hautmuskeln an verschiedenen Körpertheilen, wie bei Reptilien (Chelonien) ist eine continuirliche Muskelschichte am Halse verbreitet, andere Hautmuskeln nehmen ihren Ursprung vom Skelete, wie z. B. die in die Flughaut tretenden, dieselbe spannenden Musculi patagii. Auch die zur Bewegung der Armschwingen und der Steuerfedern dienenden Muskeln gehören in diese Kategorie.

In höherem Grade ist die Hautmuskulatur der Säugethiere entwickelt. Meist lagert unter dem Integumente des Rumpfes ein grosser, den Rückentheil des Körpers bedeckender und von da auch auf Hals und Kopf sich fortsetzender Muskel, der an verschiedenen Stellen der Haut mittelst sehniger Theile sich inserirt und von seinen vorderen Partien auch eine Insertion an den Humerus abgibt. Von der Rumpfmuskulatur ist dieser Hautmuskel meist durch Fett- und Bindegewebschichten gesondert. Er ist am meisten bei Echidna, bei Dasypus und beim Igel entwickelt, bei welchen er das Zusammenkugeln bedingt. Beim Igel erscheint er in mehrere Abschnitte gesondert. Bei den meisten Affen besitzt der grosse Hautmuskel dieselbe Ausdehnung wie bei den übrigen Säugethieren, in grösserer Selbständigkeit erscheint er jedoch am vorderen Abschnitt. Beim Orang und Chimpanse ist letzterer durch eine die Seitentheile des Halses einnehmende und von da auf das Gesicht sich fortsetzende Muskelplatte vorgestellt, die als Platysma myoïdes in geringerer Ausdehnung auch beim Menschen vorkommt.

Muskulatur des Skeletes.

§ 342.

Aus der Verbindung des Muskelsystems mit dem Skelete entspringt die Differenzirung der Muskeln, die allmählich aus einem in der ganzen Länge des Körpers gleichartigen Verhalten heraustreten. Diese Differenzirung steht mit jener des Skeletes im engsten Zusammenhange, wie sich denn beide Theile stets in einem aus der gemeinsamen Function sich ergebenden gegenseitigen Anpassungsverhältnisse darstellen. So ist grösseres Volum eines Skelettheiles mit einer Volumszunahme der bezüglichen Muskeln verbunden, und die Rückbildung eines andern Skeletstückes entspricht der Verkümmerung seiner Muskeln. Ebenso äussert sich die freiere Beweglichkeit auch der Muskulatur in einer bedeutendern Differenzirung und selbständigeren Ausbildung der einzelnen Theile.

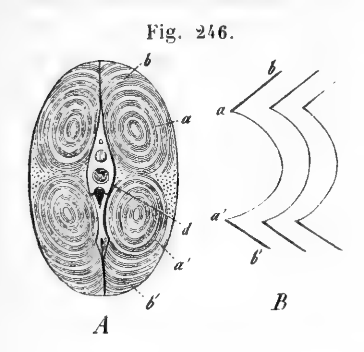
Aus dieser Sonderung entstehen einzelne Muskelsysteme, deren jedes wieder in untergeordnete Complexe zerfällt, welche aus mehr oder minder vollständig discreten Muskeln sich zusammensetzen. Als solche Muskelsysteme können die Muskeln des Rumpfes, die Muskeln des Kopfskelets und die Muskeln der Gliedmaassen unterschieden werden.

Die Muskeln des Rumpfes, Seitenrumpfmuskeln bilden die bereits oben erwähnte primitive Muskulatur. Sie bestehen aus zwei, die Seitentheile des Körpers einnehmenden, vom Kopf bis zum hinteren Körperende verlaufenden Muskelmassen (M. laterales), welche in der Medianlinie des Rückens, unten in jener des Bauches, durch senkrechte Sehnenbänder geschieden sind. Unter den Cyclostomen scheint der ventrale Theil dieser Muskelmassen bei den Myxinoïden durch einen schrägen Verlauf seiner Fasern ausgezeichnet. Ob dadurch ein neues System vorgestellt wird, erscheint zweifelhaft. Jedenfalls liegt darin eine Scheidung angedeutet, die bei den Fischen sich vollzieht, jede Hälfte zerfällt in eine dorsale und ventrale Partie, welche durch eine horizontal durch die Axe der Wirbelsäule gelegte Ebene von einander geschieden zu denken sind, so dass dann im Ganzen vier Seitenmuskeln bestehen. Eine wirkliche Trennung wird durch eine jener Ebene folgende sehnige Membran bewerkstelligt, welche namentlich am Schwanze deutlich hervortritt. Soweit die Bauchhöhle reicht, besitzen die beiden ventralen Seitenmuskeln eine beträchtlichere Ausdehnung, weil von ihnen die Rippen überkleidet werden, bis dann am Schwanze zwischen oberen und unteren ein gleichmässiges Grössen-Verhältniss sich herausstellt.

Jeder der vier Seitenrumpfmuskeln wird durch eine den Wirbeln entsprechende Anzahl von sehnigen Blättern (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Abschnitte geschieden, welche auf der Oberfläche durch die als Inscriptiones tendineae zu Tage tretenden freien Ränder jener Blätter leicht unterscheidbar sind. Da die Muskelfasern zwischen je zweien der Sehnenblätter stets parallel verlaufen, so bieten letztere Ursprung wie Insertion für je einen Abschnitt dar. Die Muskeln stehen dadurch nur in mittelbarer Verbindung mit dem Skelete. Der Verlauf der sehnigen Septa ist immer ein gebogener und zwar in der Weise, dass in jedem Rückenmuskel eine untere aus in einander steckenden, mit der Spitze nach vorn gerichteten Kegeln (Fig. 246. *A. a*) gebildete, und eine obere aus Kegelstücken bestehende Schichte (*b*) erkannt werden kann. Die Spitzen dieser unvollständigen Kegel sehen nach hinten. An den ventralen Muskeln ergibt sich insofern ein umgekehrtes Verhalten, als die Kegel (*a'*) oben, die Kegelstücke (*b'*) nach unten gelagert sind. Auf einem senkrechten Querdurchschnitte am Schwanze eines Fisches sieht man daher jederseits zwei an einander stossende Systeme concentrischer Ringe (die durchschnittenen Hohlkegel, und über dem oberen wie unter dem unteren noch kürzere oder längere Bogenlinien (die

Durchschnittsbilder der unvollständigen Kegelstücke). Der zum Theil schon aus der Bildung und Richtung der Kegel sich ergebende Verlauf der Septa ist somit oben von vorne schräg nach hinten, und dann wieder zur Umschliessung der Kegel im Bogen nach vorne, um hier mit dem entsprechenden Sehnenbande des unteren Muskels zusammenzutreffen.

Fig. 246.



Diese Verhältnisse bestehen im Wesentlichen noch für die Seitenmuskeln der Perennibranchiaten wie der Larvenzustände der übrigen Amphibien, so dass dieselbe Zickzacklinie der Ligamenta intermuscularia nur in weniger scharfen Biegungen zu beobachten ist. Bei dem mehr geraden Verlauf der Ligamenta intermuscularia ist die Kegelbildung verloren gegangen. Bei den ausgebildeten Salamandrinen ist der Bauchtheil des Seitenmuskels am Rumpfe verschwunden und nur noch am Schwanze zeigt sich zwischen oberer und unterer Hälfte eine symmetrische Bildung; der persistirende Rückentheil dagegen verhält sich ganz fischähnlich durch Ligamenta intermuscularia in einzelne Abschnitte getrennt.

§ 343.

In den höheren Wirbelthierclassen sind aus dem Bauchtheil der Seitenmuskulatur des Rumpfes andere Muskeln hervorgegangen, dagegen besteht er am Schwanze der Reptilien und Säugethiere unter Modificationen noch fort, und wandelt sich in ähnliche Muskeln um, wie der bei allen luftathmenden Wirbelthierclassen bestehende Rückentheil, der sich beständig und gleichmässig auch über den Schwanz erstreckt.

Während bei den Eidechsen eine Trennung des dorsalen Seitenmuskels durch Ligamenta intermuscularia noch erkannt werden kann, hat eine weiter gehende Differenzirung bei den Uebrigen eine Reihe discreter Rückenmuskeln entstehen lassen. Diese sondern sich in eine oberflächliche und eine tiefe Partie. Die erstere umfasst den nur auf den Halstheil beschränkten Splenius, der theils am Schädel theils an Querfortsätzen vorderer Halswirbel inserirt. Dann gehört jener oberflächlichen Partie noch der Sacrospinalis an, der in eine mediale und laterale Portion zerfällt, in den Iliocostalis und Longissimus. Beide besitzen gemeinsame vom Kreuzbein und Darmbein entspringende Fleischmassen.

Fig. 246. *A* Durchschnitt der Schwanzmuskeln von Scomber scomber. *a* Obere, *a'* untere Seitenrumpfmuskeln. *b* und *b'* Durchschnitt unvollständiger oberer und unterer Kegelmäntel. *d* Wirbelkörper. *B* Zickzacklinien der oberflächlichen Enden der Ligg. intermuscularia am Schwanze von Scomber. (Nach J. Müller.)

Aber auch accessorische Vorsprünge treten in der ganzen Länge der Muskeln bis zum Schädel auf, theils von den Rippen, theils von den Querfortsätzen kommend. Die Insertionen gelangen vom Iliocostalis und vom Longissimus an Rippen, von letzterem auch noch an Querfortsätze. Die tiefe Lage wird vom Transversospinalis gebildet, der aus einem von Querforsätzen entspringenden, zu Dornfortsätzen gelangenden System von Bündeln dargestellt, und nach verschiedenen Schichten bald mehr bald minder gesondert ist (Semispinalis, Multifidus).

Die zum Hals gelangenden Abschnitte dieser Muskeln zeigen meist eine der Beweglichkeit dieses Theiles der Wirbelsäule entsprechende voluminösere Entfaltung, die sie auch als besondere Muskeln hat beschreiben lassen. Dasselbe gilt von den noch selbständiger ausgebildeten zum Schädel gelangenden Enden. Die Schädelportion des Longissimus ist der Trachelomastoïdeus, die des Semispinalis ist der Biventer und Complexus.

Endlich gehören zu dieser Gruppe die Musculi spinales, von Dornfortsätzen entspringend und nach Verlauf längs einem oder einigen der letzteren wieder zu Dornfortsätzen gelangend, und die Interspinales, die zwischen den Dornfortsätzen sich vorfinden. Den vordersten Spinalis bildet der Rectus capitis p. major; der Rectus capitis p. minor ist der erste Interspinalis.

§ 344.

Als eine aus den Seitenrumpfmuskeln hervorgehende Gruppe müssen die Intercostalmuskeln betrachtet werden. Bei den Fischen ist diese noch nicht differenzirt, und die zwischen den Rippen und ihren Aequivalenten befindlichen Muskeln sind Theile der Seitenmuskeln, die Rippen selbst liegen in den gegen die Bauchwand gerichteten Enden der Ligamenta intermuscularia. Aehnlich verhalten sich die Amphibien. In den übrigen Wirbelthierabtheilungen findet eine schärfere Sonderung statt. Die Ausdehnung der Intercostalmuskeln richtet sich dann nach der Ausdehnung und Verbreitung der Rippen. Am mächtigsten entwickelt sind die genannten Muskeln bei den Schlangen. Auch die zwischen den mit Wirbeln verschmolzenen Rippenrudimenten oder zwischen Querfortsätzen vorkommenden Muskeln (Intertransversarii) müssen der intercostalen Gruppe beigezählt werden. Ferner gehören hieher die Levatores costarum sowie die an der Innenfläche der Thoraxwand liegenden Muskeln (Thoracici interni) und die Scaleni. Von den letztern erscheint der Scalenus anticus den Intercostalmuskeln am nächsten zu kommen, indess Scalenus medius und posticus an die Levatores cost. sich anreiht. Die Ausbildung aller dieser Muskeln erleidet je nach dem Umfange und der Beweglichkeit der Rippen bedeutende Verschiedenheiten und zu den Hebern können, wie bei den Schlangen, noch besondere Rückzieher hinzukommen.

Dem Systeme der Intercostalmuskeln werden wahrscheinlich auch

die breiten Bauchmuskeln beigezählt werden dürfen, welche an den wahre Rippen entbehrenden Stellen der Bauchwand zu finden sind. Sie bestehen aus dem M. obliquus externus, obliquus internus und transversus abdominis. Der Obliquus externus entspricht dem Intercost. ext., der Internus dem Intercost. internus.

Die Entstehung dieser Muskeln muss aus einer Aenderung der Richtung der anfänglich nur longitudinal verlaufenden Bündel hervorgehen. Die bei manchen Amphibien wie bei den Eidechsen bestehenden Inscriptiones tendineae haben demgemäss als Reste der primitiven Zwischenmuskelbänder zu gelten. Die Ausdehnung des Ursprunges des Obliq. externus weit nach vorne auf den Thorax, sowie die Sonderung des Muskels in mehrere Schichten bei den Reptilien sind jene Auffassung begründende Erscheinungen.

Auch ein Transversus abdominis besitzt schon bei den Amphibien eine bedeutende Ausdehnung, ebenso unter den Reptilien mit Ausnahme der Schlangen, denen er fehlt. Er erstreckt sich bis vorne in die Brustgegend. Bei den Vögeln reicht er nur bis zum Hinterrande des Sternums, dagegen findet er sich bei Säugethieren in grösserer Ausbreitung vor.

Als ein verhältnissmässig wenigst veränderter Rest der primitiven Muskulatur erscheint der Rectus abdominis, indem er nämlich den Längsverlauf seiner Fasern beibehält und in seinen Inscriptiones tendineae wiederum Spuren der primitiven Scheidewände besitzt. Er tritt erst von den Amphibien an allgemein vom Brustbein bis zum Becken, kann jedoch bei geringerer Länge des Sternums continuirlich in den Sternohyoïdeus übergeben (Amphibien).

Bei den Crocodilen ossificiren die Sehnenstreifen, und stellen die sogenannten Bauchrippen vor. Zu den geraden Bauchmuskeln muss auch der M. pyramidalis gezählt werden, der den Salamandrinen, den Crocodilen, Straussen und endlich vielen Säugethieren zukommt. Monotremen und Beutelthiere besitzen ihn in besonderer Ausbildung, so dass er, von einem Rande des Beutelknochens entspringend, nahe bis ans Brustbein reicht, und dabei den Rectus überlagert (deshalb von Owen als oberflächlicher gerader Bauchmuskel benannt).

§ 345.

Das bei den Fischen bestehende Bogengerüste des Visceralskelets besitzt ein besonderes zwischen den einzelnen Abschnitten sich wiederholendes System von Muskeln, durch welche die einzelnen Abschnitte bewegt werden. Da die primären Kieferstücke gleichfalls dem Visceralskelete angehören, so werden die ihnen zukommenden Muskeln als Differenzirungen des Muskelapparates des Visceralskelets zu gelten haben. Ein grosser Theil der Muskulatur des letzteren entspringt vom Schädel, ein anderer liegt zwischen den Bogen einer Seite, und noch andere be-

sitzen eine quere Anordnung und bedingen eine Annäherung der beiderseitigen Bogen. Von den Kiemenbogen gehen Muskeln zu den Kiemenstrahlen. Bei den Selachiern sehr entwickelt, sind sie bei den Knochenfischen rudimentär, und erscheinen am zweiten primitiven Visceralbogen in die Muskulatur des Kiemendeckels und der Kiemenhautstrahlen umgewandelt.

Den Amphibien kommt während des Larvenzustandes eine ähnliche Muskulatur zu, sie ist zum Theile aus jener der Fische ableitbar, und erhält sich bei den Perennibranchiaten. Mit dem Verschwinden des Kiemengerüstes und der dabei wachsenden Selbständigkeit des Zungenbeins geht ein Theil der Kiemenmuskulatur an dieses über. Der geänderte Werth des Apparates ist von Complicationen der Muskulatur begleitet, welche eine grössere Selbständigkeit der Bewegung der einzelnen Theile herbeiführen.

Zu den Muskeln des Visceralskelets gehören die zur Bewegung des Kieferbogens und der aus ihm hervorgegangenen Theile dienenden Muskeln. Ein Adductor der beiden Stücke des Kieferbogens ist bei den Selachiern in ziemlicher Differenzirung als die Anlage des Kaumuskelapparates zu erkennen. Mit der Befestigung des Palato-Quadratums oder der an ihm gesonderten Knochen ans Cranium erhalten diese Muskeln ihren Angriffspunkt am Unterkiefer.

Bei Amphibien und Reptilien hat sich von der Kaumuskelmasse eine innere Portion als Pterygoïdeus gesondert, die selbst wieder in zwei Abtheilungen (Pterygoïdeus externus und internus) zerfallen kann (Saurier), und auch die Scheidung des Temporalis und Masseter ist durch Schichtenbildung angedeutet. Das Herabziehen des Kiefers besorgt in beiden Classen ein Digastricus, der einen kurzen aber mächtigen Bauch am Hinterrande des Unterkiefers bildet. Eine Vermehrung der Muskeln zeichnet die Schlangen aus, indem sowohl Adductoren der Unterkieferäste als besondere das Quadratbein und einzelne Knochen des Gaumengerüstes bewegende Muskeln bei den Eurystomata in nicht unbedeutender Entwickelung getroffen werden. Aehnliche Muskeln, als Heber der Flügelbeine und des Quadratbeins bestehen auch noch bei den Vögeln und bewirken die Bewegung des Oberkieferapparates. Von den eigentlichen Kiefermuskeln hat der Temporalis die grösste Ausdehnung, und der in den unteren, mit beweglichen Kieferhälften versehenen Abtheilungen vorhandene Adductor wird durch einen quer zwischen den Kieferästen ausgespannten Muskel von anderer Bedeutung vertreten.

Die Kaumuskeln der Säugethiere stimmen in Zahl, Ursprung und Insertion mit der menschlichen Bildung überein und weichen ausser einem allgemein grösseren Volumen nur in jenen Verhältnissen ab, die durch Form der Ursprungs- und Insertionsflächen an den betreffenden Knochen gegeben sind. Der Digastricus ist häufig nicht der einzige Senkmuskel des Unterkiefers, indem er noch durch

Muskeln, die vom Sternum (Kameel) zum Unterkiefer treten, unterstützt wird.

§ 346.

Zur Bewegung der unpaaren Flossen der Fische dienen mehrfache Systeme kleiner Muskeln, welche an der Medianlinie des Rückens gelagert, theils an die Flossenstrahlträger, theils an die Flossenstrahlen selbst gehen und deren Hebung und Senkung bewirken.

Von den paarigen Gliedmaassen besitzen die den Extremitäten der höheren Wirbelthiere homologen Flossen der Fische sowohl an ihrem Gürtelapparate als an dem freien Abschnitte eine Anzahl von Muskeln, die mit denen der übrigen Wirbelthiere noch keineswegs erfolgreich verglichen werden können. Für die Flosse selbst bestehen der oberen wie der unteren Fläche angelagerte Heber und Senker, die in theilweiser Combination auch adductorische oder abductorische Bewegungen ausführen. Sie vertheilen sich auf die einzelnen Abschnitte der Flosse und sind am reichsten bei Selachiern ausgebildet.

Mit der Umgestaltung der Gliedmaassen tritt eine Veränderung bezüglich der Muskulatur ein, und zwar zunächst eine Vereinfachung der Zahl, aber auch eine Vermannichfachung der Leistung durch die grössere Freiheit und Selbständigkeit der Skelettheile, sowie durch die Differenzirung in einzelne ungleichwerthige Abschnitte bedingt.

Als bedeutendste Verschiedenheit gegen die bei den Fischen vorhandenen Einrichtungen ist die bei höheren Wirbelthieren stattfindende Ausbreitung der Muskulatur des Brustgürtels und der Vorderextremität über die dorsale Körperfläche hervorzuheben. Die aus den oberen Seitenrumpfmuskeln hervorgegangenen Theile werden von mehrfachen Schichten zur Gliedmaasse gelangender Muskeln überlagert, die bei den Fischen durch eine vom Kopfe entspringende Muskelpartie vertreten sind.

Diese sind weniger bei den Perennibranchiaten, mehr bei den Caducibranchiaten gesondert, und lassen die Muskeln erkennen, welche in den höheren Abtheilungen den Cucullaris mit dem Sterno-Cleïdomastoïdeus, sowie die Rhomboïdei und den Levator scapulae vorstellen. Aus ähnlichen Sonderungen gehen die Brustmuskeln hervor.

Die übrigen, den Gliedmaassen selbst zukommenden Muskeln leiten sich von den bei Fischen mehr gleichartigen Schichten ab, welche die dorsale und ventrale Fläche des Brustflossenskelets bedecken. Mit der Reduction des letzteren und den zahlreichen Modificationen seiner einzelnen persistirenden Theile kommt auch der Muskulatur eine bedeutende Aenderung zu, und daraus erwächst die der functionellen Mannichfaltigkeit des Werthes der Gliedmaassen gleichlaufende Verschiedenheit des anatomischen Verhaltens der Muskulatur in den einzelnen Abtheilungen. Zu einer methodischen Vergleichung der Gliedmaassenmuskeln der grösseren Abtheilungen bestehen nur die ersten,

wenige Muskelgruppen betreffenden Anfänge, so dass ein näheres Eingehen für jetzt nur wenig zusammenhängende Einzelheiten, die ausserhalb der hier gesteckten Aufgabe fallen, vorführen könnte.

Für die hintere Gliedmaasse bestehen zunächst durch das Verhältniss des Beckengürtels zum Axenskelete die Muskulatur beeinflussende Factoren, indem der Mangel eines Zusammenhanges jener Skelettheile bei den Fischen eine grössere Selbständigkeit des Beckengürtels auftreten lässt, die jedoch bezüglich der Muskulatur durch die Indifferenz der letzteren eine Compensation empfängt. Die freie Lage des Beckenskelets ist also nicht von einer selbständigeren Beweglichkeit begleitet. Die innigere Verbindung des Beckengürtels mit dem Axenskelete bei den Amphibien wie bei den Amnioten lässt gleichfalls die Beweglichkeit zurücktreten, und damit die Ausbildung einer dieser vorstehenden Muskulatur. Die der Gliedmaasse selbst angehörige Muskulatur besitzt theils ihren Ursprung am Beckengürtel, theils am Gliedmaassenskelet, und erscheint im Grossen in ähnliche Gruppen gesondert, wie jene der Vordergliedmaasse, mit den aus der functionellen Verschiedenheit beider resultirenden Modificationen. Bezüglich der Vergleichung der einzelnen Muskeln gilt das vorhin für die Vordergliedmaasse bemerkte, so dass auch für diesen Theil des Muskelsystems das wissenschaftliche Fundament noch zu legen ist.

§ 347.

Eine besondere Gruppe bilden die unteren Muskeln der Wirbelsäule. Hierunter sind solche Muskeln zu begreifen, welche unterhalb der Wirbel und ihrer lateralen Fortsätze, somit am thoracalen Abschnitt innerhalb des Thorax liegen.

Einen vorderen Abschnitt der unteren Muskeln der Wirbelsäule bildet der Musculus longus, der bei Reptilien zuerst erscheint und meist schon innerhalb der Brusthöhle beginnend sich längs der Halswirbelsäule bis zum Schädel erstreckt. Er zerfällt in mehrere nach ihrer Insertion als Longus colli et capitis unterschiedene Portionen, von denen bei den Säugethieren auch der zum Atlas gelangende Abschnitt gesondert ist.

Eine ähnliche subvertebrale Muskulatur scheint zur Bildung des Zwerchfells zu führen. Eine solche Einrichtung fehlt den Fischen, und auch bei den Amphibien ist es noch fraglich, ob einzelne die Speiseröhre umgreifende Muskelbündel als Anfänge eines Zwerchfells betrachtet werden dürfen. Unter den Reptilien besitzen Schildkröten einen deutlicheren Zwerchfellmuskel als Beleg der die Lungen umschliessenden Peritoneallamelle. Diese Muskelschichte entspringt theils von Wirbelkörpern, theils von den rippenartigen Querfortsätzen. Bei den Crocodilen fehlt ein Zwerchfellmuskel, da man in der sehr entwickelten Peritonealmuskulatur schon wegen ihres Ursprungs von der vorderen Beckenwand keine direct hieher beziehbare Bildung wird erkennen dürfen. Dagegen ergibt sich unter den Vögeln bei Apteryx

ein von der Wirbelsäule mit zwei ansehnlichen Portionen entspringendes Diaphragma, welches einen Raum für die Lungen umschliesst, allein das Herz noch hindurch treten lässt. Bei den übrigen Vögeln wird es durch aponeurotische, nur an wenigen Stellen mit muskulösen Strecken verbundene Partieen vertreten.

Erst bei den Säugethieren erscheint ein ausgebildeter Zwerchfellmuskel als Scheidewand zwischen Bauch- und Brusthöhle, in welch' letztere auch das Herz aufgenommen wird. Die schräge Stellung des Muskels bei Reptilien und Vögeln setzt sich damit in eine quere um. Die fleischigen Partieen entspringen theils von Wirbelsäule theils von Rippen, und gehen in eine mittlere Sehnenhaut (Centrum tendineum) über, die nur selten fehlt (Delphine).

Elektrische Organe.

§ 348.

Eigenthümliche, nur einer kleinen Anzahl von Fischen zukommende Apparate stellen die sogenannten elektrischen Organe vor, die in anatomischer Hinsicht durch die in ihnen stattfindende Endigung mächtiger Nervenmassen, in physiologischer aber durch die Entwickelung von Elektricität wichtig geworden sind. Die Nerven leiten centrifugal, und bieten auch in ihrer Endigungsweise mit jenen der motorischen Nerven in den Muskelfasern übereinkommende Verhältnisse dar. Aus diesen Umständen leiten wir die Berechtigung ab, diese Organe dem Muskelsysteme anzufügen. Ob sie in genetischem Zusammenhange mit Muskeln stehen oder nicht, ist unbekannt.

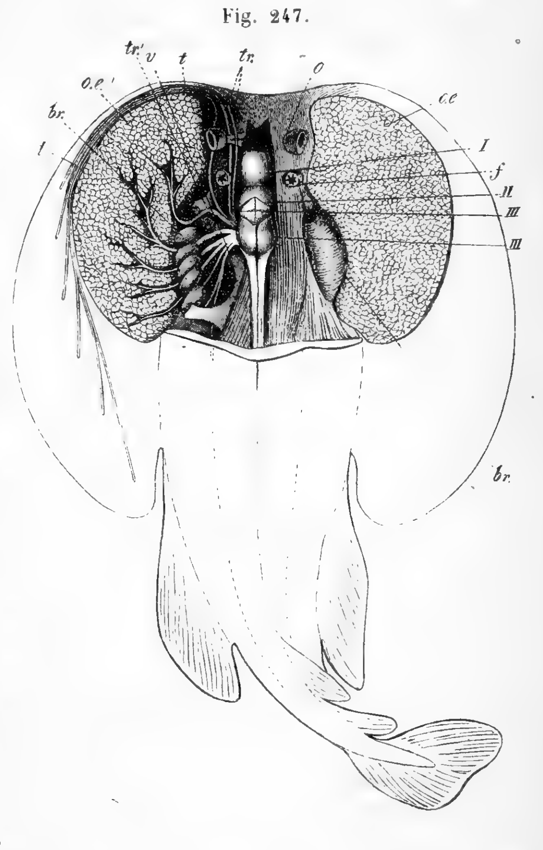
Die mit diesen Organen ausgestatteten Fische gehören zu den Gattungen Torpedo und Narcine unter den Rochen, Gymnotus unter den Aalen, Malapterurus unter den Welsen; auch Mormyrus besitzt ähnliche Organe, die aber bezüglich der bei den Uebrigen nachgewiesenen Elektricitätsentwickelung noch nicht näher geprüft wurden. Ein pseudo-elektrischer Apparat ist bei Raja vorhanden.

Obwohl in Lage wie in dem gröberen anatomischen Verhalten in den einzelnen Gattungen sehr von einander abweichend, kommen alle die erwähnten Organe darin mit einander überein, dass sie aus verschiedenartig gestalteten, durch Bindegewebe abgegrenzten und mit einer gallertartigen Substanz gefüllten »Kästchen« zusammengesetzt erscheinen. Zu der einen Fläche dieser »Kästchen« treten die Nerven heran, um feine Netze zu bilden, aus denen schliesslich eine die Nervenendigungen darstellende »elektrische Platte« hervorgeht.

Das Verhalten derselben zum gesammten Apparate, sowie die Beziehungen zu den Nerven ergibt sich in folgendem für den Zitterrochen (Torpedo). Das elektrische Organ (*oe*) liegt hier zwischen dem Kopfe, den Kiemensäcken (Fig. 247. *br*) und dem Propterygium der Brustflosse, die ganze Dicke des Körpers durchsetzend und von

einer sehnigen Membran umhüllt, welche oben wie unten nur vom Körperintegumente überzogen wird. Jedes Organ setzt sich aus zahlreichen parallel neben einander stehenden Prismen zusammen, die ihrerseits wiederum aus einer Reihe aufeinander geschichteter Elemente, den oben erwähnten Kästchen, bestehen. Letztere sind durch Bindegewebe inniger unter einander vereinigt, alle empfangen die in die Prismen eindringenden Nerven von unten her, indem die der Nervenendigung entgegengesetzten Flächen der elektrischen Platten im gesammten Organe dorsal gerichtet sind. Zum Organe treten fünf starke Nervenstämme, Rami electrici, welche verschiedenen Kopfnerven, vorzüglich dem Vagus, angehören, und zwischen den Prismen sich vertheilen.

Fig. 247.



Bei den übrigen elektrischen Fischen besitzen die bezüglichen Organe zwar einen mit dem Geschilderten bezüglich der feineren Verhältnisse übereinstimmenden Bau, allein in der Oertlichkeit ihres Vorkommens, wie nicht minder im Verhalten der die elektrischen Platten bergenden »Kästchen« ergeben sich zahlreiche Verschiedenheiten. So liegen beim Zitteraal die Organe am Schwanztheile des Körpers dicht unter der äusseren

Fig. 247. Ein Zitterrochen (Torpedo) mit dem präparirten elektrischen Organe, in dorsaler Ansicht dargestellt. Rechterseits ist das Organ *oe* blos an der Oberfläche frei gelegt. Median grenzt es an die noch von einer gemeinsamen Muskelschichte überzogenen Kiemensäcke (*br*), die auf der andern Seite einzeln dargestellt sind. Auf derselben linken Seite sind zugleich die zum elektrischen Organe tretenden Nervenstämme präparirt, und eine Strecke weit ins Organ verfolgt. Die geöffnete Schädelhöhle zeigt das Gehirn: *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn, *III* Mittelhirn. Dahinter ist die Medulla oblongata mit dem Anfange des Rückenmarks sichtbar. *v* Nervus vagus. *tr* Nervus trigeminus. *tr'* Elektrischer Ast desselben. *o* Augen. *f* Spritzloch. *t* Gallertröhren der Haut. *br* Kiemen.

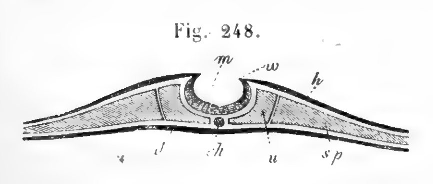
Haut. Beim Zitterwels ist das Organ unter dem Integumente über die Oberfläche des Körpers verbreitet, und bei den Mormyren finden wir wieder den Schwanz damit ausgestattet. Entsprechend verschieden verhalten sich auch die Nerven, woraus man schliessen darf, dass die genannten Organe trotz ihrer histiologischen und physiologischen Uebereinstimmung morphologisch verschieden sind, und nicht von einander oder von einem gemeinsamen Stammorgane abgeleitet werden können.

Nervensystem.

§ 349.

Die Centralorgane des Nervensystems lagern in dem über der Axe des Rückgrates, von dem oberen Bogensystem des Axenskelets umschlossenen Canale. Sie bestehen aus symmetrisch angeordneten Nervenmassen, die nur bei den Acrania in der ganzen Länge ein mehr gleichartiges Verhalten darbieten, während sie bei den Cranioten in zwei grössere Abschnitte, das Gehirn und das Rückenmark gesondert sind. Wenn auch in letzterem einige Aehnlichkeit mit der bei wirbellosen gegliederten Thieren bestehenden Ganglienkette nicht zu verkennen ist, so kann doch das Rückenmark von dieser keineswegs abgeleitet werden; vielmehr ist das centrale Nervensystem der Wirbelthiere als eine im hohen Maasse weiter entfaltete Ausbildung der oberen Schlundganglien wirbelloser Thiere anzusehen. Diess wird durch die Uebereinstimmung in der ersten Anlage begründet, die in beiden Fällen aus einer Differenzirung des dem Ectoderm homologen äusseren (oberen) Keimblattes erfolgt. Während aber die daraus entstehende »Medullarplatte« bei den Wirbellosen sich nicht in der ganzen Länge der Körperanlage ausdehnt, oder wenn auch anfänglich von solcher Länge, doch bald mit dem weiter wachsenden Körper nicht mehr gleichen Schritt hält, so findet bei der Wirbelthieranlage die Ausdehnung der Medullarplatte in einer dem Längewachsthum der Anlage adäquaten Weise statt, und bedingt damit für das daraus entstehende Centralnervensystem eine der Gesammtlänge des Körpers entsprechende Ausdehnung.

Fig. 248.

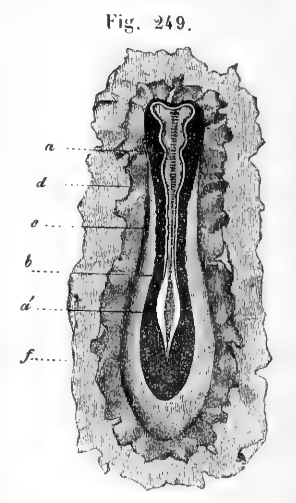


Aus der Medullarplatte geht mit Erhebung ihrer in das Hornblatt (Fig. 248. *h*) sich fortsetzenden Ränder (*w*) eine Rinne hervor, die allmählich zu einem Rohre sich abschliesst. Dieses rückt von der Oberfläche, von der es entstanden, allmählich in die Tiefe, indem nicht nur das Hornblatt, son-

Fig. 248. Schematischer Querschnitt durch die Embryonalanlage des Hühnchens vom Ende des ersten Brüttages. *ch* Chorda dorsalis. *u* Urwirbel. *sp* Seitenplatten. *m* Medullarplatte, bereits zur Rinne umgebildet, am Rande *w* in das Hornblatt *h* übergehend. *d* Darmdrüsenblatt. (Nach REMAK.)

dern auch aus dem mittleren Keimblatte gesonderte Theile darüber wachsen. Das so gebildete Medullarrohr bleibt bei den Acrania als ein gleichartiger Strang bestehen, an dem wesentlich nur histiologische Sonderungen stattfinden. Diese Gleichartigkeit ist bei den Cranioten sehr frühzeitig aufgegeben, und noch vor vollständigem Schlusse des Rohres treten am vordersten Abschnitte Ausbuchtungen (Fig. 249. *a*) auf, welche die Anlage des Gehirnes abgeben, indess der übrige Theil des Medullarrohrs unter gleichartiger Differenzirung als Anlage des Rückenmarks erscheint. Die Differenzirung des Gehirnabschnittes ist bei allen Cranioten dieselbe, und selbst nach der Anlage der einzelnen Theile des Gehirns findet sich zwischen entfernten Abtheilungen grösste Uebereinstimmung vor. Bei den Cyclostomen erhält sich der indifferente Zustand des Gehirns sehr lange, indess er sonst auf früheste Stadien der Entwickelung beschränkt ist.

Fig. 249.



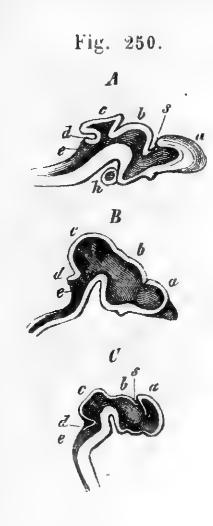
§ 350.

Durch die Erweiterung des vordersten Abschnittes entstehen anfänglich drei (Fig. 249. *a*), dann bei oberflächlicher Ansicht fünf auf einander folgende blasenförmige Abschnitte (Gehirnblasen), deren Binnenräume unter sich zusammenhängen, sowie der letzte in das ihm folgende Medullarrohr ohne scharfe Grenze sich fortsetzt. Die erste Gehirnblase bezeichnet man als Vorderhirn (Fig. 250. *a*), die darauf folgende stellt das Zwischenhirn (*b*) dar: eine dritte Erweiterung bildet das Mittelhirn (*c*), auf welches das Hinterhirn (*d*), sowie das unmittelbar ins Rückenmark übergehende und mit dem Hinterhirn zusammengehörende Nachhirn (*e*) folgen. Dabei erscheint das Hinterhirn nur als der vorderste Theil des Daches des Nachhirnes, so dass er keineswegs die Selbständigkeit der übrigen Hirnblasen theilt. Anfänglich in dieser Reihe hintereinander gelagert, erstrecken sich die Blasen in der Fortsetzung der Längsaxe des Rückenmarks, um jedoch sehr bald gegen letzteres in Winkelstellung zu treten. Damit verbin-

Fig. 249. Embryonalanlage des Hundes, vom Rücken her gesehen, mit der Anlage des centralen Nervensystems, von welchem die Medullarplatte (*b*) eine nach oben offene Rinne bildet. An dieser sind vorne die Anlagen der drei primitiven Hirnblasen *a* als ebensoviele Ausbuchtungen bemerkbar, während der hintere Abschnitt der Rinne in den Sinus rhomboïdalis (*a'*) der Lendengegend erweitert ist. *c* Seitenplatten, die Leibesanlage abgrenzend. *d* Aeusseres und mittleres Keimblatt. *f* Darmdrüsenblatt. (Nach Bischoff.)

den sich ungleiche Wachsthumserscheinungen am oberen und am unteren Abschnitte, so dass minder voluminös sich entwickelnde Partieen durch Ausdehnung einzelner Strecken der oberen Theile bedeckt werden. Zwischen Vorder- und Zwischenhirn bildet sich unter Verdünnung der Wand eine spaltähnliche Stelle, durch welche von den Umhüllungen des Gehirns ein Fortsatz ins Innere sich erstreckt. Unter den Cyclostomen kommt es nur bei den Petromyzonten zu dieser Spaltenbildung, an deren hinterem Ende das als Zirbel oder Epiphysis cerebri bekannte Gebilde liegt.

Fig. 250.



Der untere Abschnitt des Zwischenhirns stellt den Boden der zweiten Hirnblase dar und bildet eine allen Cranioten gemeinsame als Trichter bezeichnete Ausbuchtung. Gegen sie wächst von der Schlundwand her eine Fortsetzung der Schleimhaut ein, die, später sich abschnürend, einen Theil des dem Trichter angefügten Hirnanhangs (Hypophysis) vorstellt. Wie die Räume der primitiven Gehirnblasen unter einander communiciren, so stehen auch später die Räume (Hirnkammern oder Ventrikel) der aus den Hirnblasen hervorgegangenen Abschnitte mit einander in Zusammenhang. Von diesen Gestaltungsverhältnissen ausgehend, verfolgen wir die für die einzelnen Abtheilungen charakteristischen Differenzirungen.

Der Sonderung des vordersten Abschnittes der Anlage des Nervensystems gegenüber bieten sich am hinteren Theile viel einfachere Verhältnisse, indem derselbe mehr oder minder gleichartig sich zum Rückenmarksrohre abschliesst, in welchem der ursprüngliche Binnenraum in der Fortsetzung des dem Nachhirn angehörigen Ventrikels als Centralcanal sich forterhält. Ungeachtet mannichfacher Veränderungen, welche das einfache Rückenmarksrohr bis zu seiner späteren Ausbildung eingeht, hat es doch im Verhältniss zum Gehirn als der indifferentere Theil zu gelten, wie schon durch das mehr gleichartige Verhalten der aus ihm hervorgehenden Nerven im Vergleiche mit den aus dem Gehirn entspringenden ersichtlich ist.

Die Verbreitung des peripherischen Nervensystems entspricht der in der Wirbelbildung ausgesprochenen Metamerie des Körpers. Sie ist in diesem Verhalten am spinalen Abschnitte deutlich, wo jedem Wirbelsegmente ein Nervenpaar bestimmt ist. Am cerebralen Theile dagegen sind mit der Umbildung der Wirbelsegmente

Fig. 250. Senkrechte Medianschnitte durch Wirbelthierhirne. *A* Von einem jungen Selachier (Heptanchus). *B* Vom Embryo der Natter. *C* Von einem Ziegen-Embryo. *a* Vorderhirn. *b* Zwischenhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *s* Primitiver Hirnschlitz.

auch für die bezüglichen Nerven bedeutende Modificationen aufgetreten, so dass ein mit den Spinalnerven harmonirendes Verhalten nur schwer nachweisbar ist.

A. Centralorgane des Nervensystems.

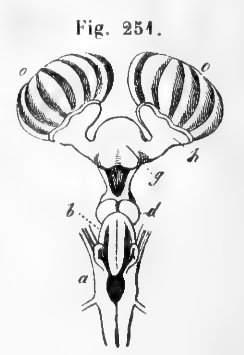
a) Gehirn.

§ 351.

Unter den Fischen bietet das Gehirn der Cyclostomen die einfachste Form dar, und unter diesen nehmen wieder die Myxinoïden die niederste Stufe ein, indem die einzelnen Abschnitte ziemlich gleichartig sich darstellen. Grössere Complicationen ergeben sich bei den Gnathostomen.

Ein vom Vorderhirn aus gebildeter, die Riechnerven entsendender Abschnitt (Bulbus oder Lobus olfactorius) erscheint meist als ansehnlicher, bei den Selachiern durch einen verschieden langen Tractus olfactorius mit dem Gehirne verbundener Lappen (Fig. 251. *h*). Obgleich median immer von einander getrennt, können sie doch so dicht aneinander gerückt sein, dass sie durch ihre Lage vor dem Vorderhirn als den übrigen Abschnitten gleichwerthige Gebilde erscheinen. Auch Verschmelzungen mit dem Vorderhirn kommen vor. Das Vorderhirn selbst bietet bei den Selachiern (Fig. 251. *g*) eine die übrigen Abschnitte übertreffende Volumsentfaltung und zeigt Spuren einer Theilung in zwei, vier und mehr paarige Abschnitte. Auch bei Ganoïden (Fig. 252. *g*) wird es ansehnlich getroffen, indess es bei vielen Teleostiern gegen andere Hirntheile am Volum bedeutend zurück tritt.

Fig. 251.

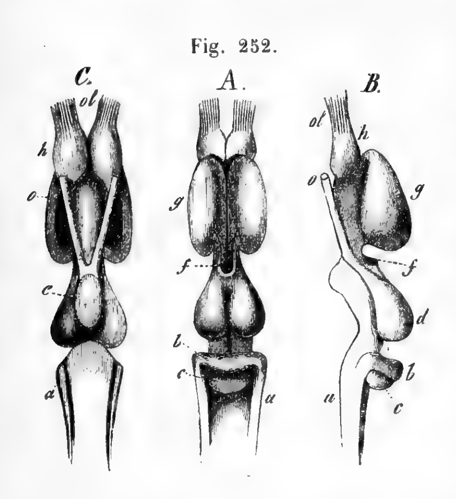


Das Zwischenhirn ist bei den Selachiern (Fig. 251. *d*) deutlich vom Mittelhirn getrennt, bei vielen Teleostiern mit diesem enge verbunden. Der vordere Theil seines Daches trägt die oben erwähnte Spalte, und dieser Abschnitt ist nicht selten zu einer ansehnlich in die Länge gezogenen Strecke ausgebildet, die wie eine Längscommissur zum Vorderhirn verläuft. (Manche Haie und Ganoïden.) Der Rest des ursprünglichen, den hinteren Theil der Spalte abschliessenden Daches ist zuweilen sehr ansehnlich und in zwei Hemisphären getheilt, so bei Selachiern und vielen Teleostiern. Der das Infundibulum umfassende Boden dieses Abschnittes bildet zwei an der Hirnbasis vorspringende Anschwellungen, die Lobi inferiores, welche bei den Cyclostomen

Fig. 251. Gehirn eines Hai (Scyllium catulus). *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *d* Zwischenhirn. *b* Mittelhirn. *a* Nachhirn. *o* Nasenkapseln. (Nach Busch.)

einfach sind und auch bei den Selachiern nur Andeutungen einer Trennung zeigen. Erst bei den Teleostiern sind sie bedeutender entfaltet. Das folgende Mittelhirn erscheint unansehnlich bei den Myxinoïden, mehr bei Petromyzon entwickelt. Bei den Selachiern stellt es einen meist bedeutend sich erhebenden Theil vor, der entweder unpaar oder auch (wie schon bei den Cyclostomen) in zwei Hälften getheilt, die vor oder hinter ihm liegenden Hirntheile deckt (Fig. 251. *b*). Durch Faltungen seiner Oberfläche entstehen Windungen ähnliche Zustände. Solche Windungen besitzt das Mittelhirn mancher Haie (z. B. Carcharias). Eine verhältnissmässig bedeutendeGrösse erreicht das meist als Cerebellum gedeutete Mittelhirn bei den Teleostiern, bei denen es zuweilen als eine nach vorne oder in die Höhe gerichtete Protuberanz erscheint.

Fig. 252.



Der hinter dem Mittelhirn liegende übrige Theil des Gehirns muss als Ganzes betrachtet werden. Als Ursprungsstätte der meisten Hirnnerven kommt ihm eine besondere Wichtigkeit zu. Sein Dach ist ungleichartig ausgebildet. Am hinteren grösseren Abschnitte bildet es sich nämlich frühzeitig zurück, so dass der nach vorne zu erweiterte Binnenraum (Sinus rhomboïdalis) nur von einer Membran bedeckt wird. Der Rand dieser Rautengrube erscheint bei Selachiern und Chimären nach vorne zu stark gewulstet und stellt daselbst die faltig ausgebogenen Lobi Nervi trigemini vor. Bei den Ganoïden und Teleostiern ist er einfacher. Bei allen aber tritt er median in eine quere Lamelle über, welche die Rautengrube von vorne her deckt und bei stark voluminösem Mittelhirn von diesem überragt wird. Diese Querlamelle repräsentirt das Hinterhirn oder Cerebellum, indess Boden und seitliche Theile der Rautengrube durch die Medulla oblongata oder das Nachhirn gebildet sind. Von den Selachiern zu den Teleostiern ist eine Abnahme des Volums der Medulla oblongata bemerkbar, indem sie bei vielen Haien den längsten Abschnitt des Gehirns vorstellt, und andrerseits bei manchen Teleostiern so kurz ist, dass das Mittelhirn sie vollständig bedeckt.

Bei beträchtlicherer Entfaltung geben sich in den Seitentheil der

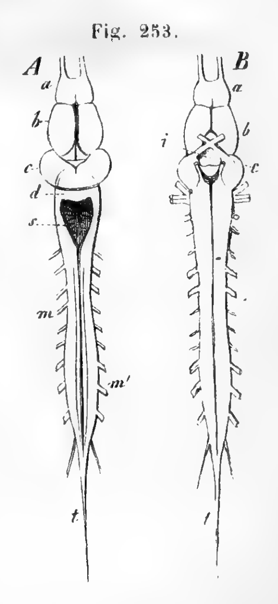
Fig. 252. Gehirn von Polypterus bichir. *A* Von oben. *B* Seitlich. *C* Von unten. *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *f* Zwischenhirn. *d* Mittelhirn. *bc* Hinterhirn. *a* Nachhirn (Medulla oblongata). *ol* N. olfactorius. *o* N. opticus. (Nach J. Müller.)

Rautengrube einragende Anschwellungen kund, die in einer Reihe gelagert den Ursprungsstellen der Vaguswurzeln entsprechen (Lobi Nervi vagi). Aehnlich zu deuten sind die Lobi electrici der Torpedines.

§ 352.

Das Gehirn der Amphibien schliesst sich in vielen Puncten enge an jenes der Fische an und namentlich sind es die Selachier und Dipnoï, welche auch hier Anknüpfungen darbieten. Das Vorderhirn (Fig. 253. *b*) erscheint in zwei seitliche Hälften, die Hemisphären, getheilt und zeigt Andeutungen einer Ausdehnung nach hinten. Der von ihm umschlossene Raum trennt sich nach beiden Hälften in die Seitenventrikel, die sich nach vorne in die Lobi olfactorii (*a*) fortsetzen. Letztere erscheinen an der Seite des Vorderhirns (*b*) und sind diesem unmittelbar angefügt, können aber auch in indifferenterem Zustande mit dem Vorderhirn unmittelbar verschmolzen sein. Das Zwischenhirn differenzirt sich erst während des Larvenzustandes aus einem mit dem Mittelhirn gemeinsamen Abschnitte. Vor ihm findet sich der Hirnschlitz, welcher in verschiedenem Grade sich aufs Zwischenhirn fortsetzt und wieder die Epiphysis trägt. Er führt nach vorne in die von den beiden Hemisphären des Vorderhirns umschlossenen Seitenventrikel. Die Unterfläche dieses Abschnittes trägt eine einfach bleibende Erhabenheit, die den Lobi inferiores der Fische entspricht.

Fig. 253.



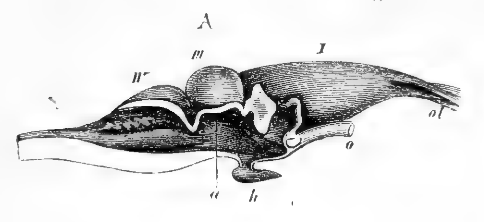
Das Mittelhirn bleibt bei den Urodelen auf einer von den Anuren durchlaufenen Stufe, und erlangt erst bei den letzteren ein beträchtlicheres Volum und eine Theilung in zwei Hälften (*c*). Das Hinterhirn hält sich dagegen in seiner primitiven Form als eine über die Rautengrube sich brückende Lamelle (*d*) und die bei den Fischen vorhandenen Differenzirungen der Medulla oblongata kommen nicht mehr zur Entwickelung.

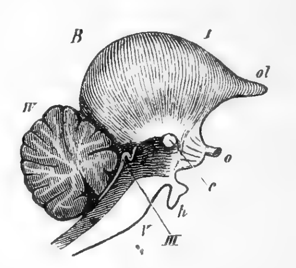
Am Gehirne der Reptilien tritt die bereits bei den Fischen vorhandene, durch bedeutendere Entwickelung der oberen Theile bedingte Beugung in der Region des Zwischen- und Mittelhirns stärker hervor und bedingt eine Lageveränderung, die sich in die höheren Abtheilungen fortsetzt. (Vergl. die Durchschnitte in Fig. 250.) Das Vorder-

Fig. 253. Gehirn und Rückenmark des Frosches. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Lobi olfactorii. *b* Vorderhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *i* Infundibulum. *s* Rautengrube. *m* Rückenmark. *t* Filum terminale desselben.

hirn bietet sich in ansehnlicher Entwickelung in Gestalt von zwei das Zwischenhirn deckenden Hemisphären dar, die ihre grösste Breite am hintern Abschnitte besitzen. Ihnen unmittelbar angeschlossen finden sich die Lobi olfactorii. Das unansehnliche Zwischenhirn besitzt eine Längsspalte, indem sich der Hirnschlitz auf es ausgedehnt hat. Bedeutend gross sind die Seitenventrikel, die am Hirnschlitze mit dem

Fig. 254.





zwischen den Hälften des Zwischenhirns gelagerten dritten Ventrikel communiciren, der ein ansehnliches Infundibulum besitzt. Eine flache Furche theilt das Mittelhirn in zwei Hemisphären. Das Hinterhirn zeigt bedeutendere Verschiedenheiten; bei Schlangen und Eidechsen bleibt es als schmale aber senkrecht erhobene Lamelle auf niederer Stufe; bei Schildkröten (Fig. 254. *A. IV*) und Crocodilen ist es breiter geworden und bei den letzteren ist ein mittlerer Abschnitt von zwei seitlichen durch bedeutendere Anschwellung ausgezeichnet.

Dieser Zustand verknüpft die Reptilien mit den Vögeln, die durch ein noch bedeutenderes Ueberwiegen des Vorderhirns sich auszeichnen, dessen Hemisphären bald mehr in die Breite, bald in die Länge entwickelt sind. Sie stehen nur durch eine schmale vordere Commissur in Zusammenhang (Fig. 254. *B. c*), und umschliessen eine von der seitlichen Wand her einragende Ganglienmasse, welche die primitive Höhle in einen engen, von dem dünnwandigen Hemisphären-Dache gedeckten Raum verwandelnd, den grössten Theil des Vorderhirns darstellt. Sie sind bereits bei den Amphibien nachweisbar

Fig. 255.

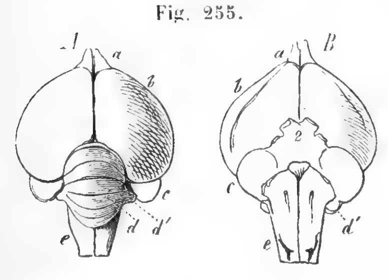


Fig. 254. *A* Gehirn einer Schildkröte (nach Bojanus). *B* Eines Vogels. Senkrechte Medianschnitte. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *h* Hypophysis. *a* (in *A*) Verbindung beider Hemisphären des Mittelhirns. *c* Commissura anterior.

Fig. 255. Gehirn des Haushuhns. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Lobi olfactorii. *b* Hemisphären des Vorderhirns. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *d'* Seitentheile desselben. *e* Nachhirn. (Nach C. G. Carus.)

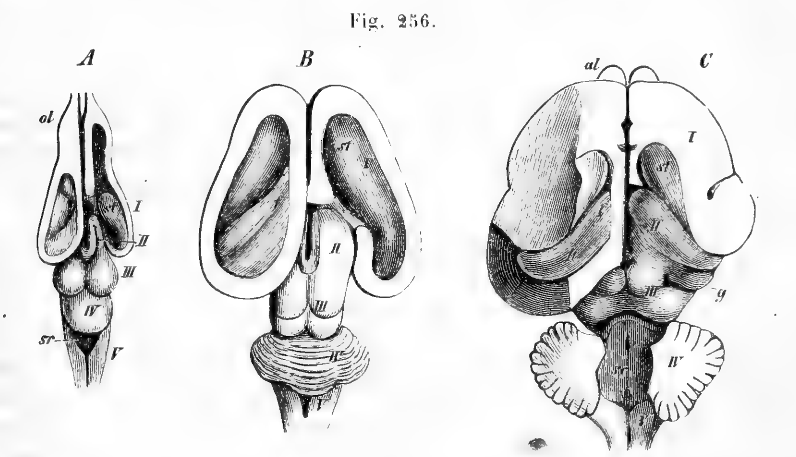
und bei Reptilien sogar sehr deutlich vorhanden (Fig. 254. *A. st*). Das kleine, von den Hemisphären des Vorderhirns völlig bedeckte Zwischenhirn ist an seinem Dache gespalten. Das beim Embryo sehr grosse Mittelhirn ist in zwei zur Seite gelagerte Hälften getheilt (Fig. 255. *c*), in welche sich der gemeinschaftliche Binnenraum fortsetzt.

Der ansehnliche mittlere Abschnitt bietet zwei seitliche Anhänge und ist durch querstehende Lamellen ausgezeichnet, so dass senkrechte Durchschnitte eine dendritisch verzweigte Figur als Ausdruck dieser Art der Oberflächenvergrösserung aufweisen. Durch diese Entfaltung des Hinterhirns wird das Nachhirn vollständig bedeckt.

§ 353.

Das Gehirn der Säugethiere bietet nur in seinen frühesten Zuständen unmittelbare Anknüpfungen an niedere Formen (vergl. Fig. 250), indem es sich von ersteren weiter als die Gehirne der Reptilien und Vögel entfernt und zugleich eigenthümliche Differenzirungen darbietet, welche von

Fig. 256.



jenen des Vogel- und Reptiliengehirns bedeutend abweichen. Die umfassendsten Veränderungen zeigt das Vorderhirn, welchem die Lobi olfactorii an der Unterfläche angelagert sind, und je nach der Ausbildung des vorderen Abschnittes (Vorderlappen) minder oder mehr von

Fig. 256. Differenzirung des Vorderhirns. *A* Gehirn einer Schildkröte. *B* eines Rinderfötus. *C* einer Katze. In *A* und *B* ist linkerseits das Dach der Vorderhirnhöhle abgetragen, rechterseits auch noch der Fornix entfernt. In *C* ist rechterseits der ganze seitliche und hintere Abschnitt des Vorderhirns abgetragen, und auch linkerseits soweit, um die Krümmung des Ammonshorns nach abwärts darzustellen. In allen Figuren bezeichnet *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn, *III* Mittelhirn, *IV* Hinterhirn, *V* Nachhirn. *ol* Bulbus olfactorius (in *A* in Communication mit der Vorderhirnhöhle dargestellt). *st* Corpus striatum. *f* Fornix. *h* Pes Hippocampi major. *s r* Sinus rhomboidalis. *g* Kniehöcker.

diesem bedeckt werden. In der Regel persistirt der ursprüngliche Hohlraum jener Lobi oder er bleibt mit dem Binnenraume der Hemisphären lange in Communication. Beide Hemisphären des Vorderhirns sind immer durch einen auch vorne tiefgehenden Einschnitt getrennt. Ihre Verbindung geschieht anfänglich durch eine vor dem primitiven Hirnschlitze gelagerte Commissur, und durch jene Oeffnung gelangt man in die Räume des Vorderhirns, die Seitenventrikel. Mit der ferneren Ausbildung entfalten sich die hinteren Theile der Hemisphären, und die anfänglich wenig bedeutende Spalte wird in die Breite gezogen, und verschwindet dabei von der Oberfläche, indem die hintere Wand der nach hinten und seitlich ausgedehnten Seitenventrikel sie vollständig deckt. Damit steht eine Differenzirung der primitiven Commissur zu einem complicirteren Commissurensystem in Zusammenhang, wobei Monotremen und Marsupialia den niedersten Zustand repräsentiren. Die primitive Commissur differenzirt sich in einen unteren und einen oberen Abschnitt; ersterer stellt die Commissura anterior vor, letzterer bildet eine schmale über den Vorderrand des Zwischenhirns sich lagernde Brücke, unter welcher jederseits der Eingang zum nach hinten und unten ausgedehnten Seitenventrikel liegt. Im vorderen Raume der letztern springt das Corpus striatum wulstartig vor, (Fig. 256. *B. C. st*) und in dem hinteren Raume findet sich ein mit dem oberen Theile des Commissurensystems in Zusammenhang stehender gewulsteter Vorsprung, welcher den Rand der immer mehr über das Zwischenhirn sich lagernden Spalte von hinten umgrenzt und als Ammonshorn oder Pes Hippocampi major (*C. h.*) bezeichnet wird.

In weiterer Veränderung ergibt sich eine Umbildung der oberen Commissur in zwei differente aber zusammenhängende Gebilde. Das eine umzieht mit seinem seitlichen Rande den Eingang in die Seitenventrikel von oben her, um seitlich und abwärts in einen wiederum jene Spalte begrenzenden Streif überzugehen, der dem Hippocampus major sich anlagert. Dieses als Gewölbe (Fornix) *B. C. f*) bezeichnete Gebilde beginnt vorne mit aufsteigenden Schenkeln (Säulen), legt sich dann etwas verbreitert über das Zwischenhirn weg, wo es in die hinteren absteigenden Schenkel sich fortsetzt. Es steht oben im Zusammenhang mit einem mächtigen Theile des Commissurensystems, dem Balken, der anfänglich mit dem Fornix verbunden sich vorne von ihm abhebt, in demselben Maasse als der Fornix sich nach hinten entwickelt, und steht daselbst nur durch eine doppelte senkrechte Marklamelle (Septum pellucidum) mit ihm in Zusammenhang. Ein Theil des Balkens setzt sich in den Hippocampus fort. Die Ausdehnung dieser Commissuren nach hinten zu hängt von der Entwickelung der Hemisphären des Vorderhirns ab, welche bei Nagethieren, Edentaten, Insectivoren noch wenig entfaltet sind. In dem Grade ihrer Volumsentfaltung nimmt die Commissura anterior an Umfang ab. Bei den Implacentalien noch sehr beträchtlich, wird sie zu einem dünnen vor den Säulen des

Fornix lagernden Strange. Nach Maassgabe ihrer Ausdehnung nach hinten überlagern die Hemisphären des Vorderhirns die folgenden Abschnitte des Gehirns, Zwischenhirn, Mittelhirn, und endlich auch das Hinterhirn, wie bei den Primaten. Mit der Ausdehnung der Hemisphären nach hinten setzt sich der Seitenventrikel in den Hinterlappen fort und bildet eine als Hinterhorn bezeichnete Räumlichkeit.

Bezüglich der Oberfläche des Vorderhirns bieten viele Säugethiere durch die glatte Beschaffenheit der Hemisphären einfache dem embryonalen Verhalten der Andern entsprechende Zustände, die sich den meisten durch das Auftreten bestimmter als Windungen bezeichneter, durch Furchen von einander getrennter Erhebungen compliciren. Die Windungen treten stets in regelmässiger Weise und in symmetrischer Anordnung auf um erst bei reicherer Entfaltung eine Asymmetrie einzugehen, wie sie z. B. beim Menschen sich darstellt. Aber selbst da lassen sich die Windungen in Gruppen sondern, deren Grenzen von den erst auftretenden und bei gewissen Säugethieren allein persistirenden Furchen vorgestellt sind.

Das Zwischenhirn scheidet sich in zwei unmittelbar hinter den Streifenkörpern der Seitenventrikel des Vorderhirns liegende Massen, die Sehhügel (Thalami optici), welche aus seitlichen Verdickungen der primitiven zweiten Gehirnblase hervorgehen. Am Hinterende der sie trennenden Spalte lagert die Epiphysis, die also im Vergleiche zu den unteren Abtheilungen eine Lageveränderung einging. Die Höhle dieses Abschnittes reducirt sich auf eine zwischen beiden Sehhügeln liegende senkrechte Spalte (Fig. 256. *B*), deren Fortsetzung in das vom Tuber cinereum getragene Infundibulum führt. Mit dem Ende des Infundibulums verbindet sich die meist sehr umfängliche Hypophysis.

Das eine Zeit lang den grössten Abschnitt des Gehirnes vorstellende Mittelhirn (vergl. Fig. 250. *C. c*), lässt seinen primitiven Binnenraum allmählich in einen engen Canal verwandeln, der den dritten Ventrikel mit dem vierten verbindet (Aquaeductus Sylvii). Die Oberfläche ist durch eine seichte Längs- und Querfurche in vier Hügel (Fig. 256. *B. C. III*) geschieden, woher dieser Abschnitt als Corpus bigeminum, Vierhügel, bezeichnet wird. Sehr schwach ist diese Scheidung bei den Monotremen.

Am Hinterhirn (Cerebellum) bleibt das mit Fischen und Amphibien übereinstimmende Verhalten (Fig. 250. *C. d*) nur während früher Embryonalperiode. Die einfache Lamelle entwickelt sich zu einem ansehnlichen Gebilde, an welchem, wie bei Crocodilen und Vögeln, der mittlere Abschnitt zuerst sich differenzirt. Bei den Beutelthieren stellt derselbe längere Zeit eine dünne Quercommissur vor, indess die seitlichen Theile schon voluminöser gestaltet erscheinen. An beiderlei Theilen entstehen Windungen in Form querer, in verschiedene Gruppen geordneter Lamellen. Der mittlere Abschnitt bleibt überwiegend bei den Monotremen, ansehnlich auch noch bei Beutelthieren, Edentaten,

Chiroptern. Erst bei den Carnivoren und Ungulaten treten die Seitentheile als Hemisphären des Cerebellum voluminöser auf, und bei den meisten Primaten präponderiren sie derart, dass das mittlere Stück, als Wurm bezeichnet, dagegen zurücktritt.

Fig. 257.

Durch die Ausdehnung des Vorderhirns, besonders mit Entwickelung der Hinterlappen werden die übrigen Abschnitte des Gehirns allmählich überdeckt. Bei manchen Beutelthieren, auch bei Nagern (vergl. Fig. 257. *A*) und Insectivoren ist dies noch nicht für die Vierhügel eingetreten, und selbst bei den meisten übrigen Säugethieren bleibt das Hinterhirn ganz oder doch grossentheils frei, indess bei Affen auch dieser Abschnitt völlig unter die Hinterlappen der Hemisphären des Vorderhirns tritt, worin die anthropoïden Affen sich dem Menschen am nächsten stellen. Mit der Ausbildung der Hemisphären des Hinterhirns entsteht an der unteren Fläche des primitiven Nachhirns eine Quercommissur, die Varolsbrücke, welche den vordern Abschnitt des Nachhirns mit dem Cerebellum inniger verbunden erscheinen, und ihn bei einseitiger Berücksichtigung des ausgebildeten Säugethierhirns nicht einmal dem Nachhirn zurechnen lässt. Diese Brücke ist wenig bei Monotremen und Marsupialien, am meisten bei den höheren Primaten entwickelt. Der vor der Brücke liegende Abschnitt der Hirnbasis stellt den ursprünglichen Boden des Mittel- und Zwischenhirns vor, und wird vorwiegend durch die als Hirnschenkel (Crura cerebri) bezeichneten von der Medulla oblongata herausstrahlenden Fasermassen gebildet.

b. Rückenmark.

§ 354.

Das aus der Medulla oblongata continuirlich sich fortsetzende Rückenmark steht bezüglich seiner Grösse im umkehrten Verhältnisse zur Aus-

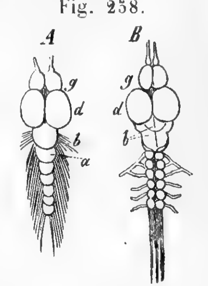
Fig. 257. Gehirn des Kaninchens. *A* Von oben. *B* Von unten. *lo* Lobi olfactorii. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *h* Hypophysis. 2 Opticus. 3 Oculomotorius. 5 Trigeminus. 6 Abducens. 7. 8 Facialis und Acusticus. In *A* ist das Dach der rechten Hemisphäre abgetragen, so dass man in den Seitenventrikel blickt, und dort vorne den Streifenkörper, dahinter den Fornix mit dem Anfang des Pes Hippocampi major wahrnimmt.

bildung des Gehirns, so dass es bei den niederen Classen das letztere oft beträchtlich in seiner Masse überwiegt. Durch Entwickelung der seitlichen Hälften der Wand des primitiven Rohrs entsteht jene Volumsentfaltung, welche bei dem medianen Aneinanderschliessen beider Hälften eine vordere Längsspalte hervorgehen lässt.

Die centralen Apparate (Ganglienzellen) des Rückenmarks nehmen die inneren Theile ein, und bilden eine graue Markmasse, welche seitliche nach hinten und nach vorne gehende Fortsätze (Hörner) aussendet. Von den beiden hinteren nehmen die sensiblen, von den beiden vorderen stärkeren Hörnern die motorischen Fasern der Nerven des Rückenmarks ihren Ursprung.

Bei den Cyclostomen erstreckt sich das Rückenmark wie bei den Fischen ziemlich gleichmässig durch den Rückgratcanal, flach, beinahe bandartig oder mehr cylindrisch geformt, nach hinten sich mässig verjüngend. Den Ursprüngen stärkerer Nerven entsprechen häufig besondere Anschwellungen, die bei Arten von Trigla (vergl. Fig. 259. *B*) auffallend entwickelt sind, und in geringer Zahl das ausnehmend kurze Rückenmark von Orthagoriscus u. a. zusammensetzen (*A*).

Fig. 258.



Wie die vom Rückenmarke entspringenden Nervenmassen dessen Volumsverhältnisse influenziren, zeigt sich in den vier höheren Wirbelthierclassen, bei denen die bedeutende Entwickelung der Extremitäten und die dahin gelangenden mächtigen Nervenstränge mit einer an einzelnen Abschnitten sich äussernden voluminösen Bildung des Rückenmarks in Zusammenhang steht. Dadurch kommen zwei Anschwellungen zu Stande, eine Hals- oder Brust- und eine Lendenanschwellung, die in einzelnen Abtheilungen, z. B. bei Schildkröten und Vögeln sehr beträchtlich sind. Durch Offenbleiben der in den Centralcanal sich fortsetzenden primitiven Medullarhöhle entsteht an der Lendenanschwellung der Vögel eine rautenförmige Vertiefung (Sinus rhomboïdalis), jener ähnlich, die dem verlängerten Marke allgemein zukommt. Sie findet sich auch bei Embryonen von Säugethieren vorübergehend vor.

In der Regel erstreckt sich das Rückenmark durch den ganzen Rückgratcanal, doch zieht es sich bei Amphibien (Frosch), Vögeln, am auffallendsten aber bei einigen Säugethieren (Insectivoren, Chiroptern) durch die Ungleichmässigkeit der Entwickelung der umschliessenden und umschlossenen Theile mehr nach vorn, so dass die von ihm abgehenden Nerven für die hinteren Körperpartieen eine Strecke weit im Rückgratcanal verlaufen, ehe sie ihre Austrittsstelle erreichen. Die da-

Fig. 258. *A* Gehirn und Rückenmark von Orthagoriscus mola (nach Arsaky). *B* Gehirn und Anfang des Rückenmarks von Trigla adriatica. (Nach Tiedemann.)

durch entstehende, als Cauda equina bezeichnete Bildung schliesst sich an die gleiche der höheren Primaten an.

c. Hüllen des centralen Nervensystems.

§ 355.

Da der Binnenraum des Schädels in Anpassung an die von letzterem umschlossenen Theile des Gehirns sich ausbildet, so füllt das Gehirn anfänglich stets die Schädelhöhle aus. Das Gleiche gilt vom Rückenmarke für den Rückgratcanal. Die Oberfläche des gesammten centralen Nervensystems wird dabei von den vom Skelete gelieferten Wandungen der ersteres umschliessenden Räume von Theilen getrennt, die entweder dem Skelete oder dem Nervensystem angehören oder interstitieller Natur sind. Man pflegt sie sämmtlich als Hirn- oder Rückenmarkshüllen aufzufassen.

Die periostale Auskleidung der bezüglichen Skeleträume lässt die Dura mater entstehen. Diese Membran ist überall in den unteren Abtheilungen als blosse Periost- (resp. Perichondrium-) Schichte nachweisbar, und empfängt erst von den Reptilien an eine bedeutendere Mächtigkeit, womit sie den Anschein einer selbständigen Bildung gewinnt. In der Schädelhöhle bildet sie bei Vögeln einen Fortsatz zwischen die Hemisphären des Vorderhirns (Hirnsichel), der auch bei Säugethieren allgemein vorkommt, und hier mit einem besonders in den höheren Abtheilungen ausgebildeten, zwischen Cerebellum und Hinterlappen des Vorderhirns eindringenden Fortsatze — dem Tentorium cerebelli — zusammenstösst. Bei vielen Säugethieren (Carnivoren, Einhufern etc.) verknöchert das Tentorium. — Der Rückenmarksabschnitt der Dura mater bietet geringere Eigenthümlichkeiten. Bei den Säugethieren ist die Dura mater des Rückenmarks schon vom Foramen occipitale an vom Perioste gesondert und bildet einen das Rückenmark lose umschliessenden Sack.

Die dem Nervensystem angehörige Pia mater bildet eine ersteres überkleidende Bindegewebsschichte, in welcher die Blutgefässe der Nervencentren verlaufen. Sie dringt in die Vertiefungen zwischen den einzelnen Abschnitten ein und setzt sich beim Bestehen von Windungen in die Tiefe der Sulci fort. Vom grossen Gehirnschlitze aus sendet sie gefässreiche Convolute (Adergeflechte) ins Innere der Seitenventrikel des Vorderhirns. Ueber den Sinus rhomboïdalis des Nachhirns erstreckt sie sich dachförmig hinweg, bei Selachiern in regelmässiger Wölbung durch gefaltete abwärts ragende Querleisten ausgezeichnet. Bei Fischen und Amphibien ist sie häufig dunkel pigmentirt, bei letzteren an gewissen Stellen durch Ablagerungen mikroskopischer Kalkkrystalle ausgezeichnet.

Die grösste Mannichfaltigkeit bietet die Arachnoïdea. Bei

Fischen erscheint sie, so lange das Hirn die Schädelhöhle ausfüllt, als eine dünne Bindegewebsschichte, die kaum den Namen einer Membran verdient, da sie mit Pia wie mit Dura mater gleich innig zusammenhängt. Mit der Entstehung eines weiteren Raumes zwischen Hirn und Schädelwand geht aus jenem interstitiellen Gewebe entweder ein die Dura mit der Pia verbindendes, zuweilen sehniges Netzwerk hervor, dessen Räume mit Lymphe gefüllt sind (Squatina) oder es wandelt sich in Gallertgewebe um (Scymnus), oder lässt Fettzellen entstehen (viele Teleostier). Die höheren Wirbelthiere zeigen die Arachnoïdea meist als zarte Bindegewebsschichte, die bei den Säugethieren in der vom Menschen bekannten Differenzirung erscheint.

B. Peripherisches Nervensystem.

§ 356.

Die im Körper verlaufenden Nerven gehen aus den als Gehirn und Rückenmark geschilderten Centralorganen hervor, und wo diese peripherischen Nerven von besonderen, vom Gehirn und Rückenmark abgelösten Centren zu entspringen scheinen, besteht nicht minder mit ersteren ein continuirlicher Zusammenhang, welcher durch die Verbindung jener abgelösten Centren oder Ganglien mit dem Gehirne oder Rückenmark zu Stande kommt.

Die nur durch ganz allmählich sich äussernde Modificationen alterirte Gleichartigkeit des Rückenmarks in seiner ganzen Länge ist von einem für die dort entspringenden Nerven gerade die wesentlichsten Verhältnisse betreffenden hohen Grad der Uebereinstimmung begleitet. Am Gehirn dagegen wird die Gleichartigkeit sowohl durch die Differenzirung dieses Organes, wie auch durch die Complication der dem Schädel verbundenen Theile aufgehoben, und ebenso durch das Auftreten specifischer Sinnesorgane modificirt. Somit wiederholt sich am peripherischen Nervensystem, was bereits vom centralen gesagt ward, und ebenso für die dieses umschliessenden Organe, Rückgrat und Schädel, gilt.

Hiernach unterscheiden sich Rückenmarksnerven und Hirnnerven, die noch bei den Acrania gleichartig sind. Nur ein vorderer stärkerer Stamm ist bei Amphioxus durch seinen Verlauf wie durch reichere Verästelung am vorderen Körperende ausgezeichnet. Er ist wohl einem der Hirnnerven der höheren Wirbelthiere vergleichbar, doch muss hiebei beachtet werden, dass in der Gesammtorganisation des Amphioxus den Cranioten gegenüber der Zustand der Indifferenz gegeben ist. Die übrigen Nerven des Medullarrohrs (jene für Riechgrube und Auge ausgenommen) bieten das Verhalten von Rückenmarksnerven dar.

a) Rückenmarksnerven.

§ 357.

Die zuerst in der Bildung von Urwirbeln auftretende Gliederung des Wirbelthierkörpers äussert sich nicht minder in dem Verhalten der Rückenmarksnerven und ihrer Vertheilung. Je einem Wirbelabschnitte entspricht ein Nervenpaar. Jeder dieser Nerven kommt durch die Vereinigung von zwei von den Seitenhälften des Rückenmarks austretenden Nervenwurzeln zu Stande. Die obere oder sensible Wurzel bildet vor ihrer Vereinigung mit der unteren oder motorischen ein Ganglion, und die daraus hervortretenden Fasern vermischen sich mit der unteren, um den Stamm eines Spinalnerven herzustellen. Bei den Selachiern treten untere wie obere Wurzeln getrennt durch besondere Oeffnungen des Rückgratcanals. In der Regel verlassen die Nerven den Rückgratcanal zwischen zwei Bogen.

Jeder Spinalnerv theilt sich in zwei Hauptäste, deren einer nach oben tritt (Ramus dorsalis), Muskulatur und Haut des Rückens versorgend, ein anderer (Ramus ventralis) sich an die Seitentheile und die Bauchwand des Körpers begibt und einen Ramus visceralis zu den Eingeweiden entsendet. Dieser letztere stellt die Verbindung des sogenannten sympathischen Nervensystems mit dem cerebrospinalen her.

Bei den Fischen treffen die Spinalnerven immer auf ein Ligamentum intermusculare. Sie folgen genau der Metamerie des Leibes, und dieses Verhalten besteht da fort, wo die Metameren gleichmässige Verhältnisse bewahren.

Die Stärke der Nerven entspricht der Ausbildung der von ihnen versorgten Theile. Mit dem Auftreten von Extremitäten erlangen die Rami ventrales der betreffenden Abschnitte eine besondere Stärke, und dann bildet eine Anzahl Rami ventrales vorderer Spinalnerven (Cervicalnerven) ein Geflechte (Plexus brachialis), aus welchem die Nerven der vorderen Extremität sich ablösen, sowie aus weiter nach hinten vor dem Becken oder im Becken gebildeten Geflechten (z. B. Plexus lumbalis, Plexus sacralis) die Nerven der hinteren Extremität hervorgehen. Diese Geflechtbildungen sind auf die typische Verbindung benachbarter Spinalnerven unter sich zurückzuführen, von der sie Weiterbildungen vorstellen.

Die für die Gliedmaassen bestimmten Nerven bilden erst von den Amphibien an bedeutende Geflechte. Drei bis vier Nerven bilden den Plexus brachialis der Amphibien (bei Fröschen der 2., 3. und 4. Spinalnerv). Bei den Reptilien wird der Plexus brachialis meist aus dem 6.—9. Cervicalnerven zusammengesetzt, der 7.—10. bildet ihn bei Monitor, und beim Alligator kommt noch der erste Thoracalnerv hinzu. Die Vögel zeigen ihn aus dem letzten Cervical- und ersten Thoracalnerv oder aus dem 11. und 12. Cervical- oder 1—2. Thoracal-

nerv gebildet. Bei den Säugethieren betheiligen sich die 3, 4 oder 5 letzten Cervicalnerven und der erste, zuweilen auch noch der zweite Thoracalnerv an der Plexusbildung.

Die für die Hinterextremitäten bestimmten Nerven gehen bei den Amphibien aus einem meist durch drei Nerven gebildeten Geflechte hervor. Ein daraus entstehender vorderer Nerv bildet den Nervus cruralis, ein um vieles stärkerer, weiter nach hinten aus fast allen in den Plexus eingehenden Ramis sich zusammensetzender Nerv stellt den Ischiadicus vor, welcher auch bei den höheren Wirbelthieren den Hauptnerv der Extremität bildet.

Gesonderter erscheinen Plexus cruralis und Plexus ischiadicus bei den Reptilien und Vögeln. Bei ersteren gehen meist 4 Nerven in diese Geflechte ein (Fig. 197). Die Vögel bieten zumeist 6—8 grösstentheils für den Ischiadicus bestimmte Nerven (Fig. 198), während er bei den Säugethieren aus einer viel geringeren Zahl sich zusammensetzt.

b) Hirnnerven.

§ 358.

Die vom Gehirn entspringenden, von der beschreibenden Anatomie meist einfach der Reihe nach aufgeführten Nerven sondern sich bei vergleichender Prüfung nach wichtigen anatomischen Verhältnissen in zwei scharf getrennte Abtheilungen. Die eine grössere begreift mehr oder minder mit Spinalnerven übereinkommende oder doch von solchen ableitbare Nerven, die andere dagegen solche, welche auch nicht die geringste Aehnlichkeit mit Spinalnerven besitzen.

Die letztere Abtheilung umfasst zwei spezifische Sinnesnerven, den Olfactorius und den Opticus.

Der Olfactorius wird aus einem Complexe von Nervenfädchen gebildet, die aus dem vorderen Ende des beim Gehirn behandelten Lobus olfactorius entspringen, und in der Riechschleimhaut ihre Verbreitung nehmen. Je nach der Lagerung des Lobus in grösserer oder geringerer Nähe der letzteren setzen diese Nerven jederseits einen Stamm zusammen (wie bei vielen Fischen, auch bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, unter den Säugethieren bei den Monotremen), oder sie verlassen einzeln die Schädelhöhle, indem sie eine Lamina cribrosa durchbohren (Selachier und Säugethiere).

Der aus dem Zwischen- und Mittelhirn stammende Opticus bildet sich mit einem Theile des Auges aus einer vom primitiven Vorderhirn aus entstehenden Blase, der Augenblase, deren Stiel er vorstellt. Nach Differenzirung der Vorderhirnblase ist er mit dem Zwischen- und Mittelhirn in Zusammenhang.

Bei den Cyclostomen verläuft der Opticus jeder Seite zum betreffenden Auge, und nur dicht an der Austrittsstelle ist eine Verbindung

zwischen den beiderseitigen Nerven zu erkennen. Bei den Gnathostomen dagegen ist eine grössere Strecke des Opticus an der Hirnbasis gesondert, woraus an einer Stelle eine Durchkreuzung der Fasern ersichtlich wird. Die bis zu dieser Stelle (dem Chiasma) verlaufenden Faserstränge stellen den Tractus N. optici vor. Die Kreuzung ist eine vollständige bei den Knochenfischen: Der Opticus des rechten Auges tritt zum linken, der des linken zum rechten, indem der eine über oder unter dem andern hinwegläuft. Seltener tritt der eine Opticus durch eine Spalte des andern (Clupea). Bei Selachiern und Ganoïden scheint eine theilweise Kreuzung vorzukommen, und so verhalten sich auch im Allgemeinen die höheren Wirbelthiere.

Wie beide Sinnesnerven keinen einzigen der für die Spinalnerven aufgeführten Charaktere erkennen lassen, sind sie auch nicht auf Metameren beziehbar, wie sie denn auch jenem Theile des Craniums zugehören, der nicht aus der Concrescenz von Wirbelsegmenten ableitbar ist (vergl. § 309). Damit empfängt die Vermuthung Wahrscheinlichkeit, dass jene Nerven sammt den ihnen zugehörigen Organen aus einem der Metamerenbildung noch entbehrenden niedern Zustand in den Wirbelthiertypus mit übergingen.

§ 359.

Die zweite Abtheilung umfasst die nach dem Typus der Spinalnerven sich verhaltenden Nerven. Sie lassen zum Theile zwei Wurzeln unterscheiden; ihr Ramus dorsalis ist häufig in Zusammenhang mit dem unansehnlichen Verbreitungsbezirke sehr gering entwickelt. Der Ramus ventralis ist dadurch der Hauptast, der an den Bogen des Visceralskelets und deren Abkömmlingen sich verzweigt. Der Ramus visceralis tritt zur Schlundwand. Die hieher gehörigen Nerven treten (mit einer einzigen Ausnahme) aus dem als Nachhirn bezeichneten Abschnitte des Gehirns hervor und verlassen die Schädelhöhle, indem sie die oben (§ 309) als vertebralen Theil unterschiedene Partie des Craniums durchsetzen. Während diese Verhältnisse an den dem primitiven Zustande am nächsten stehenden Kopfnerven der Selachier am vollständigsten sich erkennen lassen, treten um so bedeutendere Veränderungen ein, je weiter der Organismus von jener tiefen Stufe emporstieg oder doch in andrer Richtung sich differenzirte.

An den einzelnen Nerven, d. h. so wie sie als mit Spinalnerven homodynam den Kopfnerven zu Grunde liegend aufzufassen sind, nehmen wir verschiedene besondere Erscheinungen wahr.

Einzelne Aeste eines Nerven erscheinen im Uebergewichte über andere, die dagegen rückgebildet sind, oder die Wurzeln eines Nerven bieten, eine selbständige Bahn einschlagend, das Verhalten eigner Nerven. Wie sich so ein Nerv aufgelöst hat, so ist andrerseits eine Concrescenz von Nerven aufgetreten, so dass ursprüngliche Nervencomplexe wie ein einziger Nerv sich darstellen.

Letzteres Verhalten zeigt sich an zwei Gruppen der vorzuführenden Hirnnerven, die nach den in ihren vorherrschenden Nerven als Trigeminus- und Vagus-Gruppe unterscheidbar sind.

§ 360.

Die Trigeminusgruppe versorgt den vordersten und grössten Theil des Kopfes. Ihr gehören zu:

der Trigeminus, als bedeutendster Nerv der Gruppe, der, einer mächtigen Differenzirung des Endgebietes entsprechend, einem weiter entfalteten Spinalnerven homolog ist. Unbestimmt ist, ob er nicht durch Concrescenz zweier Nerven entstand, wofür einige Thatsachen sprechen. Als Ramus dorsalis besitzt er den Ramus ophthalmicus der die Orbita wie die Ethmoïdalregion versorgt (Fig. 259. *Tr'*). Ein bei Teleostiern vorkommender Schädelhöhlenast hat wohl gleichfalls als Ramus dorsalis zu gelten.

Der Ramus maxillaris superior (*Tr''*) verläuft stets am Boden der Orbita und verbreitet sich mit sensiblen Zweigen in der Oberkieferregion. Sein Infraorbitalast ist besonders bei Säugethieren der bedeutendste. Er stellt einen Ramus ventralis vor wie der Ramus maxillaris inferior, der bei Selachiern sehr klar als Nerv des Kieferbogens sich erkennen lässt (*Tr'''*), und dadurch als der bedeutendste Abschnitt des Trigeminus erscheint. Seine Verbreitung geschieht zu den Kiefermuskeln wie zum äussern Integumente und einem Abschnitte der Mundhöhlenschleimhaut (Ramus lingualis). Den Ramus intestinalis stellt ein Ramus palatinus des zweiten Astes vor, der bei Fischen direct zum Gaumen tretend, bei höheren Wirbelthieren erst nach Verbindung mit einem sympathischen Ganglion (Ganglion sphenopalatinum) dorthin gelangt.

Dem Trigeminus zugehörig und wie abgelöste Theile desselben sich darstellend erscheinen die Augenmuskelnerven, namentlich Oculomotorius und Abducens, welche bei Petromyzon und Lepidosiren, bei letzterem vollständig, bei ersteren wenigstens theilweise, durch Aeste des Trigeminus vorgestellt sind. Auch bei Amphibien ist eine Verbindung des Abducens mit dem Trigeminus beobachtet, und bei andern soll auch der Trochlearis vom Trigeminus stammen (Salamandra). In diesem Verhalten würde also die Fortdauer eines primitiven Zustandes zu erkennen sein, der bei den übrigen Wirbelthieren in grössere Selbständigkeit bezüglich des Austrittes und Verlaufes der Nerven sich umänderte. Es bedarf aber dieser Hypothese kaum, da ein selbständiger Austritt einzelner Wurzeln von Spinalnerven eine bei Selachiern verbreitete Thatsache ist, und der selbständige Verlauf zum motorischen Endorgane — dem Muskel — aus der unmittelbaren Nähe der letztern an der Austrittsstelle der Nerven aus dem Cranium erklärlich wird.

Der zweite der Trigeminusgruppe beizuzählende Nerv ist der

Facialis mit dem Acusticus. Der letztere erscheint als ausschliesslich sensibler Ramus dorsalis eines Spinalnerven, und ist mit seinem Endgebiete von dem nothwendig vorauszusetzenden ursprünglichen Niveau auf der Kopfoberfläche in dem Maasse in die Tiefe gerückt, als das Labyrinthbläschen vom Integumente sich abschnürte und in die Tiefe der Schädelwand eingetreten ist (vergl. unten über das Hörorgan). Wenn dieses den ursprünglichen Verlauf eines Ramus dorsalis aufwärts durch die Schädelwand voraussetzt, so harmonirt damit der Verlauf dorsaler Aeste anderer Kopfnerven, selbst der Ramus ophthalmicus trigemini.

Der Facialis (Fig. 259. *Fa*) verhält sich als ein dem Zungenbeinbogen angehörender Ramus ventralis. Ausser der Muskulatur dieses Abschnittes versorgt er auch Hauttheile, ist somit anfänglich gemischter Natur. Bei den Teleostiern geht er Verbindungen mit dem Trigeminus ein, und schon bei manchen Haien verschmilzt er mit demselben. Ebenso erscheint er bei den ungeschwänzten Amphibien mit dem Trigeminus vereinigt. Während er bei den Urodelen wie bei den höhern Wirbelthieren sich selbständig erhält und bei den Säugethieren seine sensiblen Elemente anscheinend eingebüsst hat. Hier empfängt er durch die Ausbildung der Gesichtsmuskulatur ein bedeutenderes Verbreitungsgebiet, während sein Ramus stapedius, Ramus digastricus und stylohyoïdeus dem ursprünglichen Zungenbeinbogen-Gebiete zugehören, ebenso der Ramus auricularis. Als Ramus visceralis erscheint der bei Fischen vorhandene Ramus palatinus, der bei den Säugern durch den N. petrosus superficialis major vorgestellt wird, und durch das Ganglion sphenopalatinum zur Muskulatur des Gaumensegels tritt.

Einen schon bei Fischen bestehenden Verbindungszweig des Facialis mit dem dritten Aste des Trigeminus bildet die Chorda tympani.

§ 361.

In der Vagusgruppe bietet deren erster Nerv, der Glossopharyngeus, die einfachsten Befunde. Bei den Selachiern ist er discret, und scheint auch bei den Teleostiern sich allgemein so zu verhalten, dagegen verlässt er bei Chimären die Schädelhöhle mit dem Vagus, mit welchem er auch bei Cyclostomen wie bei Lepidosiren verbunden ist. Aehnlich verhält es sich bei den Amphibien, indess er bei den amnioten Wirbelthieren in allgemeiner Selbständigkeit sich trifft.

Er besitzt bei Fischen (manche Haie) einen Ramus dorsalis, der im Cranium emporsteigend sich oberflächlich verästelt. Der Hauptstamm (Fig. 259. *Gp*) erscheint damit als ventraler Ast, der längs des ersten Kiemenbogens sich verbreitet und als Ramus visceralis einen Ramus pharyngeus zur Schlundwand schickt. Dieses Verhalten wird mit der Umwandlung des ersten Kiemenbogens dahin modificirt, dass der Ramus pharyngeus mit dem in der Zungenschleimhaut endigenden Ramus lingualis den Haupttheil des Nerven vorstellt.

An den Glossopharyngeus reiht sich im Austritte aus dem Nachhirn unmittelbar der Vagus an, dessen Beurtheilung die Kenntniss seines einfachsten Verhaltens voraussetzt, wie es am vollständigsten bei den Haien zu erkennen ist (vergl. Fig. 259). Der Vagus wird hier von

Fig. 259.

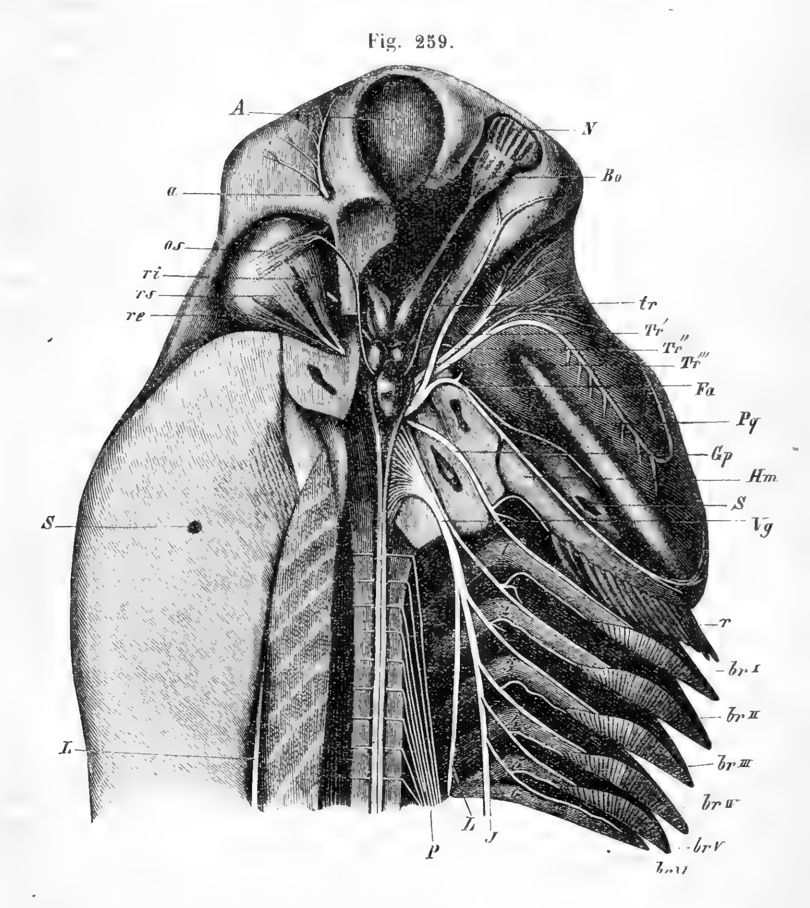


Fig. 259. Kopfnerven eines Hai (Hexanchus griseus.) Rechterseits sind sämmtliche Kopfnerven in ihren von oben her sichtbaren Bahnen dargestellt. Die Schädelhöhle ist geöffnet, ebenso der Rückgratcanal, so dass Gehirn und Rückenmark blosliegen. Das rechte Auge ist mit seinen Muskeln entfernt. Links ist nur das Dach der Orbita weggenommen, so dass der Bulbus mit den Muskeln sichtbar ist. Die rechtsseitige Labyrinth- und Occipitalregion des Craniums ist bis auf das Niveau der hier durchtretenden Nervenstämme abgetragen. *A* Vordere Schädellücke. *N* Nasenkapsel. *Bo* Bulbus olfactorius. *Tr'* Erster Ast des Trigeminus. *a* Endzweig desselben auf der Ethmoïdalregion. *Tr''* Zweiter Ast. *Tr'''* Dritter Ast. *tr* Trochlearis. *Fa* Facialis. *Gp* Glossopharyngeus. *Vg* Vagus. *C* Ramus lateralis. *J* Ramus intestinalis. *os* Musc. obliq. oc. sup. *ri* M. rectus internus. *re* M. rectus externus. *rs* M. rectus superior. *S* Spritzloch. *Pq* Palatoquadratum. *Hm* Hyomandibulare. *T* Kiemenstrahlen. 1—6 Kiemenbogen. *br*I — *br*IV Kiemen.

einer grossen Anzahl discret vom Nachhirn bis ziemlich weit hinter der Rautengrube hervortretender Wurzeln zusammengesetzt, von denen die vordern dicht hinter dem Glossopharyngeus austretenden die stärkern sind. Daran schliessen sich nach hinten zu immer schwächere an, die in demselben Maasse an der Austrittsstelle weiter von einander entfernt sind. Die letztern sammeln sich nach vorne verlaufend zu einem den vordern sich anfügenden Stämmchen. Der hieraus gebildete gemeinsame Stamm verlässt die Schädelhöhle in schräg nach hinten und aussen gerichtetem Verlaufe und sendet auf dem Wege einen unansehnlichen Ramus dorsalis zur Occipitalregion empor.

Aus dem Cranium getreten theilt sich der Vagusstamm an die Kiemen, indem er auf den Dorsalgliedern der Kiemenbogen verlaufend eine der Zahl der Kiemenbogen entsprechende Zahl von Kiemenästen abgehen lässt (Fig. 259. 2—6). Der erste Kiemenast verläuft zum zweiten Kiemenbogen und sendet noch einen feinen Zweig zum ersten. Darin kommen die Rami branchiales des Vagus mit dem Glossopharyngeus wie mit dem Facialis überein, die gleichfalls je zu dem nächst vorhergehenden Bogen feine Zweige entsenden (vergl. Fig. 259). An der Theilungsstelle des Kiemenastes tritt ein Ramus pharyngeus ab, was sich gleichmässig für sämmtliche Rami branchiales wiederholt. Die Fortsetzung des die Kiemenäste abgebenden Vagusstammes tritt als Ramus intestinalis (*J*) auf den Darmcanal und verzweigt sich auf Schlund und Magen, gibt auch Aeste zum Herzen ab. Vor der Abgabe der Kiemenäste geht vom Vagusstamme ein ansehnlicher Ast dorsalwärts nach hinten, der als Ramus lateralis (*L*) längs der Seitenlinie des Körpers an die Haut sich verzweigt und bis zum Schwanze verläuft.

Während die den geschilderten Vagusstamm zusammensetzenden Nervenwurzeln in einer Reihe das Nachhirn verlassen, treten dem Vagus noch andere Wurzeln zu, die unterhalb der vorgenannten als höchstens fünf, meist nur 3 oder 2 Fädchen aus dem Nachhirn austreten, und jedes durch einen besonderen Canal in der Schädelwand, nach aussen gelangen. Sie sollen mit dem Vagus verschmelzen, und können als untere Vaguswurzeln bezeichnet werden, während die vorbenannten obere sind. Die Austrittsöffnungen der unteren liegen in gleicher Reihe mit den Austrittsöffuungen der untern Wurzeln der Spinalnerven, die Austrittsstelle des Complexes der obern Wurzeln liegt höher und fällt in eine Linie mit den Durchlässen für die oberen Wurzeln der Spinalnerven.

§ 362.

Aus den vorhin aufgeführten Thatsachen ergibt sich für den gesammten Vagus die Auffassung als eines Complexes zahlreicher mit Spinalnerven homodynamer Nerven. Dafür sprechen einmal die mehrfachen getrennt austretenden untern Wurzeln,

dann aber vorzüglich die Verbreitung des aus den obern Wurzeln sich bildenden Stammes. Indem jeder Ramus branchialis des Vagus sich gleich verhält einem Ramus ventralis eines Spinalnerven, indem ferner die von ihm versorgten Kiemenbogen als ursprünglich dem Cranium angehörige ventrale Bogen zu gelten haben (vergl. § 323) und da endlich jeder der andern Visceralbogen (Kiefer-, Zungenbein- und 1. Kiemenbogen ebenso von je einem Nerven versorgt werden wie ein Metamer des Rumpftheiles von einem Spinalnerven, so erscheint auch die Summe jener oberen Wurzeln des Vagus als das Aequivalent einer Summe einzelner Nerven, deren Betrag mindestens der Maximalzahl der von ihnen versorgten Kiemenbogen entsprechen muss. Da Gründe zur Ausnahme bestehen, dass schon bei den Selachiern eine bedeutende Rückbildung der Zahl ursprünglich vorhandener Kiemen stattfand, wie ein solcher Vorgang wenn auch nur in kleinem Maasse noch innerhalb des Selachierstammes zu beobachten ist, so ist die Fortsetzung des Vagus auf eine Strecke des Darmrohrs weniger aus einem Uebergreifen des Nerven auf ein ihm ursprünglich fremdes Gebiet, als aus dem Uebergange einer zuerst der Kiemenspalten tragenden Wandung des Schlundes angehörigen Strecke in einen ausschliesslich der Nahrungsaufnahme dienenden Abschnitt des Tractus intestinalis zu erklären. Auch für die Herzäste findet sich eine Erklärung, sobald die Entstehung des Herzens zum Theile innerhalb des vom Vagus versorgten Gebietes gewürdigt wird.

Was den Ramus lateralis betrifft, so erscheint in demselben ein sensibler Ast des Vagus, der wohl erst allmählich mit der Ausdehnung des von ihm versorgten Sinnesapparates der Seitenlinie sich in diesem Maasse entfaltet hat.

Im gesammten Vagus tritt uns also, ganz ähnlich wie es oben in kleinem Maassstabe für andere Nerven, z. B. den Facialis und Trigeminus erweisbar war, eine Vereinigung von Nerven entgegen, die sowohl in ihrem Austritte, wie im peripherischen Verhalten noch die Spuren eines ursprünglich discreten Bestandes erkennen lassen, und so gelangt diese Auffassung des Vagus mit der Deutung des hinteren Theiles des Craniums in engste Verbindung.

Die Erscheinung der Concrescenz discreter Nerven setzt sich am Vagus der Selachier noch weiter fort, und hebt, indem bei den meisten (z. B. bei allen Rochen) die einzelnen Wurzeln dichter an einander treten, die Andeutungen einer Selbständigkeit auf, welches Verhalten auch für die übrigen Fische vorwaltet.

Eine Umbildung einzelner Verhältnisse erleidet der Vagus bei Teleostiern. Von den hinteren Wurzeln desselben sind nämlich einige Fädchen mit einer unteren Wurzel zusammengetreten und bilden einen besonderen das Cranium separat verlassenden Nerven, der zu der Muskulatur des Schultergürtels verlaufen soll. Dieser übrigens nur wenig genau gekannte Nerv kommt weder den Selachiern noch den höheren

Wirbelthieren zu, und kann als Accessorius Weberi unterschieden werden.

Das übrige peripherische Verhalten des Vagus kommt mit dem oben geschilderten überein. Nur ein einem Theile der Teleostier zukommender Dorsalast des Vagus verdient Erwähnung. Derselbe verbindet sich mit einem aus dem Trigeminus kommenden Dorsalast (R. recurrens) und verläuft von einzelnen Spinalnerven Verbindungszweige empfangend zur Basis der Rückenflosse.

§ 363.

Bei den Amphibien verhält sich der Vagus für die Dauer des Bestehens der Kiemen in einer mit den Fischen übereinkommenden Weise und sendet sogar einen Ramus lateralis ab, der bei den Caducibranchiaten nach Rückbildung der Kiemen mit den Kiemenästen gleiches Schicksal theilt.

Die amnioten Wirbelthiere besitzen den Vagus nur aus dem vorderen Abschnitte der bei den Selachiern als obere Wurzeln beschriebenen Reihe, und der daraus gebildete Stamm nimmt seine Vertheilung an dem Tractus intestinalis bis zum Magen herab, nachdem durch den Mangel von Kiemen die Kiemenäste verschwinden, oder, was wohl richtiger, theilweise in Rami pharyngei umgebildet sind. Wie bei den Fischen die aus dem Darmrohre differenzirte Schwimmblase Vaguszweige empfängt, so erhält auch der eine gleiche Genese besitzende Athmungsapparat der Amphibien wie der Amnioten Nerven vom Vagus, von denen sich einzelne mit der Ausbildung eines Kehlkopfes und seiner Muskulatur zu constanten Zweigen gestalten. Auch die Beziehungen zum Herzen erhalten sich fort, da aber sowohl letzteres als auch das Endgebiet des Vagus am Magen wie an den Lungen viel weiter als bei den Anamnia vom Kopfe sich entfernt hat, so wird dadurch der Verlauf des Vagus beeinflusst, der jenen Lageveränderungen sich anpassend einen langen Nervenstamm repräsentirt.

Der hintere Abschnitt der bei Selachiern in den Vagus eingehenden Wurzeln schliesst sich bei den Amnioten zu einem Nervenstämmchen zusammen, das als Accessorius Willisii bezeichnet, theilweise mit dem Vagus sich verbindet, theilweise in Muskeln des Schultergürtels tritt. Die den Nerven bildenden Wurzelfäden reichen mit ihrem Ursprunge aus der Medulla besonders bei Säugethieren weit nach hinten, zwischen die Austrittsstelle der oberen und unteren Wurzelreihen von Spinalnerven gelagert, und zwar bis zum 6. oder 7. hinab.

Endlich formiren auch die unteren Wurzeln des Vagus-Gebietes bei den Amnioten einen besonderen Nervenstamm, den Hypoglossus, der die Muskeln der Zunge versorgt. Von seinem primitiven Verhalten behält er die Zusammensetzung aus mehreren und zwar getrennt aus dem Schädel tretenden Wurzelfäden bei, die auch noch bei Säugethieren zu zweien sich vorfinden. Somit trifft sich also für den un-

teren aus dem Nachhirn austretenden Nervencomplex die grösste Summe von Umgestaltungen. Aus einer den ursprünglichen Kiemenbogen entsprechenden Anzahl von discreten Nerven entstanden, erscheint er noch am indifferentesten bei den Selachiern, sondert bei Teleostiern einen hintern Abschnitt als besonderen Nerven ab, indess bei den höheren Wirbelthieren (Amniota) aus jenem Complex drei verschiedene Nerven gebildet werden.

c) Eingeweidenervensystem.

§ 364.

Die bei den Spinal- und Cerebralnerven erwähnten Rami viscerales bilden die cerebrospinalen Wurzeln des sympathischen oder Eingeweidenervensystems. Nach dem Abgange aus den Cerebrospinalnerven stehen jene Eingeweideäste meist durch eine längs der Wirbelsäule verlaufende, auch an die Schädelbasis sich fortsetzende Commissur jederseits unter sich in Verbindung, wodurch der Grenzstrang des Sympathicus zu Stande kommt. An den Verbindungsstellen desselben mit den Rami viscerales der Cerebrospinalnerven finden sich Ganglien, die Ganglien des Grenzstranges, und von da aus setzen sich die aus den dem Sympathicus eigenen Fasern und Cerebrospinalfasern bestehenden Nerven zu ihren Verbreitungsbezirken fort. Die einzelnen, sei es direct zu den Eingeweiden tretenden, sei es erst den Grenzstrang durchsetzenden Nerven, sammeln sich meist in grössere für die Hauptabschnitte der Eingeweide bestimmte Stämme, die als N. cardiaci, splanchnici etc. bekannt sind. Sie bilden reiche Geflechte, in welche wiederum zahlreiche Ganglien sich einlagern, wie denn auch vereinzelte Ganglienzellen vielfach in den Verlauf der sympathischen Nervenbahnen eingeschaltet sind.

Die Verbreitung dieser Geflechte findet am Darmrohr und allen aus demselben hervorgehenden Organen, sowie am Gefässsystem und den Urogenitalorganen statt.

Den Acrania scheint dieser Theil des Nervensystems zu fehlen, und unter den Cyclostomen wird er bei den Myxinoïden vermisst, wo der Vagus wenigstens das Darmgebiet des Sympathicus versorgen soll. Von den Fischen an besteht dagegen allgemeine Verbreitung, wenn auch mit zahlreichen Modificationen der Ausdehnung und des Verlaufs des Grenzstranges, sowie der aus dessen Ganglien zum Verbreitungsbezirke abgehenden Nerven.

Sinnesorgane.

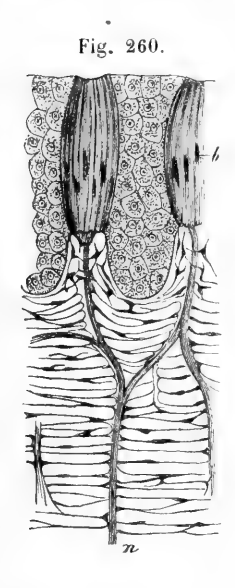
§ 365.

Die Anordnung und der Bau der Sinnesorgane lassen im Allgemeinen ähnliche Zustände wie bei vielen wirbellosen Thieren erkennen, allein diese Apparate bieten so viel Besonderes, dass eine unmittel-

bare Anknüpfung an die Sinnesorgane Jener vornehmlich für die Organe der höheren Sinne nicht gerechtfertigt ist.

Für alle gemeinsam bestehen Differenzirungen des Integumentes, die sich mit Nerven in Zusammenhang setzen. Die Art der Betheiligung des Integumentes ist nach der Qualität des Organes verschieden. Man unterscheidet die Sinnesorgane in solche, welche einer specifischen Wahrnehmung vorstehen, als höhere Sinnesorgane, und in solche, welche indifferenterer Natur verschiedenartigen Wahrnehmungen zu dienen scheinen, die man sämmtlich dem Gefühlsinne unterstellt.

Fig. 260.



Da unter den nicht zu den bekannten specifischen Sinnesorganen zu zählenden Apparaten manche durch eine hochgradige Differenzirung sich auszeichnen, ohne dass die Einrichtungen erlaubten, sie als einfach dem »Tastsinn« dienende Organe anzusehen, ist es nicht ungerechtfertigt, ausser den bekannten noch andere specifische Sinnesorgane anzunehmen.

Die grösste Mannichfaltigkeit der hieher bezüglichen Organe waltet bei den Fischen, und scheint mit dem Leben im Wasser in Zusammenhang zu stehen, da manche dieser Einrichtungen auch bei Amphibien wiederkehren. Als die wichtigsten Organe dieser Art sind folgende aufzuführen:

1. Becherförmige Organe. In die Epidermisschichte eingebettete, grössere, von langen, wie es scheint contractilen Zellen umgebene Gebilde, welche stäbchenförmige Endapparate von Nerven bergen, sind in der Haut von Teleostiern und vom Stör beobachtet und scheinen auch bei Amphibien verbreitet zu sein. Auch am Kopfe von Reptilien kommen sie vor.

2. Schleimcanäle. Ein am Kopfe von Fischen in regelmässiger Form sich verzweigendes Röhrensystem verläuft in der Lederhaut und öffnet sich an bestimmten Stellen mit Seitenzweigen nach aussen. Nahe der Mündung enthält die Röhre den Endapparat eines Nervenzweiges. In gleichem Verhalten vom Kopfe aus erstreckt sich ein Canal längs der Seite des Körpers bis zum Schwanze. Sowohl an dieser Seitenlinie wie am Kopftheile des Röhrensystems erhalten die Nervenendigungen bei Ganoïden und Teleostiern einen vom Hautskelete gelieferten Schutzapparat, indem sie entweder in modificirte Schuppen

Fig. 260. Becherförmige Organe aus der Gaumenschleimhaut von Tinca. *n* Die Lamellen der Lederhaut durchsetzende Nervenbündel, welche zu den in der Epidermis gelagerten, von Papillen getragenen Bechern *b* treten. Von diesen ist nur die äussere aus langen Zellen gebildete Partie dargestellt. (Nach E. Schulze.)

eingebettet sind oder sogar auf Strecken in den grössern Deckknochen des Kopfes sich bergen. Sie wurden früher für einen schleimabsondernden Apparat gehalten. Von diesen Organen sind bei Amphibienlarven Spuren beobachtet, welche später verschwinden.

3. Gallertröhren. Verschieden lange mit einer Gallerte gefüllte dünnwandige Röhren münden mit feinen Oeffnungen aus, und tragen am entgegengesetzten Ende in einer ampullenartigen mannichfaltig gestalteten Erweiterung gleichfalls Nervenendigungen. Diese Organe sind am Kopfe der Selachier in grosser Menge verbreitet, meist in die Nähe des Rostrums gelagert, aber auch an entfernte Theile verlaufend; so sind sie z. B. bei den Rochen bis über die Brustflosse erstreckt (Fig. 247. *t*).

Bei den höheren Wirbelthieren erscheinen die Nervenendigungen im Integumente, soweit sie bis jetzt bekannt, mit minderen Complicationen, wie z. B. in den in den Cutispapillen gelagerten Tastkörperchen der Säugethiere.

Modificationen verschiedener Körpertheile in Verbindung mit Ausbildung der dem bezüglichen Integumentüberzuge zukommenden Endorgane der sensiblen Nerven lassen besondere als Tastorgane fungirende Apparate entstehen. Die einzelnen Vorrichtungen dieser Art sind ausserordentlich mannichfach, und gehören zu den aus speciellen Anpassungen entstandenen Bildungen, daher sie nur kurz zu erwähnen sind. Bei den Fischen werden solche Organe durch die bei vielen in der Nähe des Mundes stehenden »Barteln« vorgestellt, die jedoch sicherlich ebenso gut als Lockorgane fungiren. Sie finden sich bei Stören, Welsen, manchen Cyprinoïden etc. Bei den Triglen fungiren einige von den Brustflossen abgelöste nervenreiche Strahlen vorzugsweise als Tastorgane. Bei den Vögeln hat der Tastsinn nicht selten seinen Sitz in der weichen Spitze des Schnabels; so bei den Schnepfen, Enten etc. Dann finden wir bei den Säugethieren als Tastapparate steife, borstenähnliche, an der Oberlippe oder auch über den Augen stehende Haare, die nicht allein beträchtlich verlängert sind, sondern auch durch den Nervenreichthum ihrer Follikel vor den übrigen Haarbildungen sich auszeichnen. Endlich dienen bei vielen Säugethieren die Gliedmaassen selbst sowohl durch den Nervenreichthum ihrer Volar- und Plantarfläche, als durch die Beweglichkeit ihrer Endglieder zu solchen Vorrichtungen.

§ 366.

Da der Geschmackssinn sich unserer Beurtheilung in dem Maasse entzieht, als ein Organismus dem menschlichen entfernt steht, wird über Geschmacksorgane der meisten Wirbelthiere mit wenig Sicherheit zu urtheilen sein. Es können daher nur im Allgemeinen die in der Mundschleimhaut gelegenen Endorgane von Nerven als solche Organe angenommen werden. Diese bieten bei Fischen nichts Spezifisches dar, sind vielmehr mit den auch im äussern Integumente ver-

breiteten becherförmigen Organen in Uebereinstimmung, was aus der Genese der Mundhöhle leicht begreiflich wird. Am genausten sind sie von der Gaumenregion bekannt (vergl. Fig. 260), an der bei den Cyprinoïden die Schleimhaut mit reichen Muskelfasern durchwebt ist. Bei den Amphibien erscheint die Zunge als der vorzugsweise Sitz jener Gebilde die man auch als »Schmeckbecher« bezeichnet hat, und wenn die Zunge bei Reptilien und Vögeln in der Regel jenen Beziehungen entfremdet erscheint, so findet sie sich doch wieder bei den Säugethieren mit denselben Schmeckbechern ausgestattet, die an den Seitenflächen der Papillae circumvallatae angebracht sind.

Riechorgane.

§ 367.

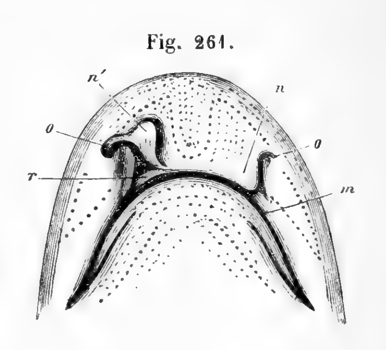
Riechorgane treten bei allen Wirbelthieren als flache, am Kopfe gelegene Gruben auf, in denen der Olfactorius mittels stäbchenförmiger Endapparate vom umgebenden Medium Erregungen zu empfangen im Stande ist. Es ist also eine differenzirte Strecke des Integumentes, welche das Sinnesorgan vorstellt. Wenn wir auch bei den im Wasser Lebenden — Fischen und Amphibien — keineswegs im Stande sind, diesen Gebilden genau dieselbe Function zuzuschreiben, die sie bei den in dem anderen Medium lebenden nachweisbar besitzen, so muss es doch gestattet sein, sie wenigstens mit dem Namen jener Organe zu bezeichnen, da wir sie in continuirlicher Folge zu den complicirteren, bestimmt Geruchswahrnehmungen dienenden Organen der höheren Wirbelthiere übergehen sehen.

Bei den Leptocardiern ist jene Riechgrube unpaar (Monorhina). Ebenso erscheint das Organ bei den Cyclostomen, jedoch in einen tieferen Schlauch (Fig. 211. *g'*) umgewandelt, der bei Petromyzon blind geendigt (*gr*), bei den Myxinoïden in einen den Gaumen durchbohrenden Canal umgestaltet ist, dessen Wandungen ein durch Knorpelringe gebildetes Rohr stützt. Die übrigen Wirbelthiere (Amphirhina) besitzen paarige Riechgruben. Bei den Fischen bleiben sie meist in diesem Zustande bestehen oder erscheinen nur wenig vertieft. Vom Rande her ragen bei den Selachiern zwei Fortsätze einander entgegen, durch welche die ursprünglich einfache Oeffnung in eine ein- und eine ausleitende zerlegt wird. Die Knochenfische zeigen dies Verhältniss noch weiter gestaltet, indem über die Grube eine continuirliche Hautbrücke gespannt ist, und beide somit völlig getrennte Oeffnungen zuweilen sogar weit auseinander rücken können. Beide Oeffnungen, am häufigsten die vordere, können röhrenförmig vorspringen. Die auskleidende Schleimhaut bildet bald radiäre bald parallele Falten, welche mit secundären Fältchen eine beträchtliche Oberflächenvergrösserung hervorrufen. Die gesammte Fläche nimmt die Endigungen des Riech-

nerven auf. In einer andern Modification erstreckt sich die Riechschleimhaut über eine papillenartige Vorragung, wobei unter Entfaltung der Oberflächenvergrösserung nach aussen hin, die Grubenbildung aufgehoben wird.

Viele Selachier und die Chimären besitzen eine Verbindung der Riechgrube mit der Mundöffnung, indem eine von ersterer ausgehende Rinne (Nasenrinne) zum Mundwinkel führt (Fig. 261). Die Rinne wird häufig von einer medialen Hautfalte überlagert, und gestaltet sich nicht selten zu einem tieferen Canale (Rochen). In dieser Einrichtung erkennen wir einen Schritt zu dem Verhalten der übrigen Wirbelthiere, deren Riechgruben nur während einer frühen Embryonalperiode oberflächlich gelagert sind. Die bei den Fischen bleibende Einrichtung geht hier vorüber, und ein während der Weiterentwickelung sich abspielender Process lässt die Riechgruben in die Tiefe treten. Dies geschieht durch bedeutendes Wachsthum der die Gruben medial, vorne und lateral begrenzenden Theile, und indem auch die Ränder der Nasenrinne gegeneinander wachsen, entsteht ein Canal, der von der Riechgrube, und damit von aussen nach innen zur primitiven Mundhöhle führt, und hinter dem nunmehr von neuen Theilen gebildeten Kieferrande sich öffnet.

Fig. 261.



Dieses Verhalten repräsentiren die Dipnoï und die Amphibien. Die innere Oeffnung des Nasencanals liegt bei den ersteren wie bei den Perennibranchiaten sogar noch innerhalb des weichen Mundrandes. Bei den Salamandrinen und bei den Anuren ist sie von festen Kiefertheilen umgrenzt.

Die primitive Riechgrube selbst ist mit der Bildung eines Nasencanals in die Tiefe einer Höhle gerückt, die als eine Ausbuchtung des Canals erscheint, und durch diesen sowohl nach aussen als nach innen communicirt. Die Fläche der Riechgrube complicirt sich dabei durch Bildung von Vorsprüngen, welche vom Knorpel der Ethmoïdalregion eine Stütze erhalten, die Nasenmuscheln. Bei den Amnioten kommen fernere Complicationen zum Vorschein durch welche der obere Theil der primitiven Mundhöhle zu einem die Riechgrube aufnehmenden Raume sich gestaltet, in dessen oberem Abschnitte die Riechschleimhaut ausgebreitet ist. Die den Endapparat des Olfactorius tragende Schleimhautfläche ist bei den meisten Säugethieren durch gelbliche oder bräunliche Färbung

Fig. 261. Untere Fläche des Kopfes von Scyllium. *m* Mundspalte. *o* Eingang zur Riechgrube. *n* Nasenklappe in natürlicher Lage. *n'* Aufgeschlagene Nasenklappe. *r* Nasenrinne. Die Puncte stellen Mündungen der Schleimcanäle vor.

charakterisirt. Die primitive Riechgrube ist dabei nicht mehr als deutlich abgegrenztes Organ unterscheidbar, so dass die neue Einrichtung der Nasenhöhle am besten bei jenem Apparate betrachtet wird, dem sie ihre Entstehung verdankt, der Mundhöhle.

Sehorgane.

§ 368.

Das Auge der Wirbelthiere erscheint im Wesentlichsten auf ähnliche Weise gebaut wie bei höher entwickelten Abtheilungen niederer Thiere, allein schon in der Ontogenie des Organes spricht sich ein anderer Typus aus, der nicht minder in den feineren Structurverhältnissen wiederkehrt. Wir haben deshalb keine unmittelbare Verknüpfung mit den relativ ausgebildeten Zuständen des Sehorganes anderer Thierstämme, treffen dagegen in der niederen Form des Auges von Amphioxus Verknüpfungen mit den bei Würmern bestehenden Verhältnissen. Jenes Auge erscheint als ein unmittelbar dem centralen Nervensystem aufgelagerter Pigmentfleck.

An der Zusammensetzung des Auges betheiligt sich sowohl das centrale Nervensystem als das Integument. Ersteres lässt die lichtpercipirenden, letzteres die lichtbrechenden Apparate hervorgehen. Als erste Anlage des Auges erscheint eine seitlich vom Vorderhirn sich entwickelnde Ausbuchtung (Fig. 262. *A*. *a*), die sich zu einer durch einen Stiel (*b*) mit der Hirnanlage (*c*) zusammenhängenden Blase gestaltet. Indem diese »primitive Augenblase« gegen das Integument vorwächst, tritt sie mit letzterem zusammen und von dem die Epidermisschichte repräsentirenden Hornblatte des Integumentes beginnt eine Wucherung, welche die vordere Wand der Blase gegen die hintere einstülpt (Fig. 262. *B*). In gleicher Weise wächst unter dieser Wucherung von der Anlage des Corium her gegen die Augenblase ein Fortsatz, welcher auch deren

Fig. 262.

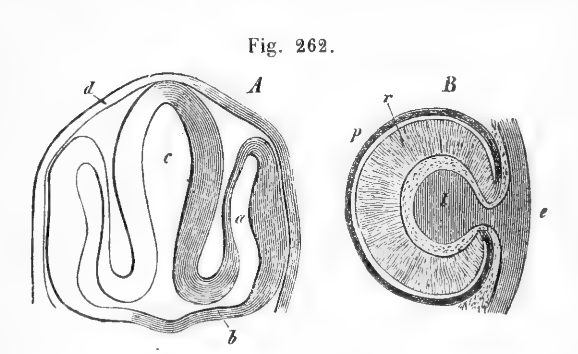


Fig. 262. *A* Senkrechter Querschnitt durch die Kopfanlage eines Fisches. *c* Gehirn. *a* Primitive Augenblase. *b* Stiel derselben, durch den sie mit dem Medullarrohr communicirt. *d* Hautschichte. *B* Späteres Stadium. Bildung der secundären Augenblase. *p* Vordere Wand (Pigmentschichte). *r* Hintere Wand (Retinaschichte) der primitiven Augenblase. *e* Hornblatt (Epidermis) in die secundäre Augenblase die Linse *l* einsenkend. Dahinter Glaskörper. (Nach S. SCHENK.)

seitliche Wand mit der vorderen Einstülpung in Zusammenhang bringt. Die vordere und hintere Wand der primitiven Augenblase werden durch diese Vorgänge gegen einander gelagert, und das Ganze erhält als secundäre Augenblase die Gestalt eines Bechers, dessen Rand die vom Hornblatte gelieferte Wucherung umfasst. Letztere wird allmählich von ihrem Zusammenhange mit dem Hornblatte getrennt und bildet die Anlage der Linse (*l*). Hinter der letzteren geht mit der Umbildung des Stieles der primären Augenblase in den Sehnerven in diesen mit eingeschlossenes Gewebe in eine allmählich den grössten Theil des Bulbus füllende Substanz über, welche den Glaskörper vorstellt. Von dem die secundäre Augenblase umlagernden Gewebe wird die innerste Schichte zu einer gefässhaltigen Haut, der Chorioïdea, indess die ausserhalb der letzteren liegende Schichte eine festere faserige Membran bildet, die als Sclerotica die secundäre Augenblase umhüllt, und nach vorne zu gegen die Verbindung der Linse mit dem Hornblatte auswächst. Die Fortsetzung dieses Vorganges bedingt die Abschnürung der Linse, und ein vor derselben gelagerter durchsichtiger Abschnitt der Faserhaut bildet die Cornea, die gleichzeitig mit der vor ihr liegenden Integumentanlage (Conjunctiva) sich verbindet.

Wir finden also für dieses Stadium das Auge durch eine rundliche Kapsel (Bulbus oculi) vorgestellt, deren Hülle (Sclerotica) sowohl als Ueberzug über den Sehnerven, und von da zur Dura mater sich fortsetzt, als auch vorne in die Cornea übergeht. Im Innern dieser Kapsel liegt die aus der eingestülpten primären hervorgegangene secundäre Augenblase, welche durch die Chorioïdea von der Sclerotica getrennt wird. Die secundäre, durch das Einwachsen des »Glaskörpers« mit einer seitlichen Spalte versehene Augenblase umfasst vorn die Linse. Ihre beiden an diesem Vorderende wie an der seitlichen Spalte (Fig. 263. *s*) in einander umbiegenden Schichten (*a*. *b*) gehen eine verschiedene Differenzirung ein, indem die innere (*b*) schon sehr frühzeitig bedeutend verdickte, zur Retina, die äussere dünne (*a*) dagegen zum Tapetum nigrum wird. An der untern inneren Seite der Anlage des Augapfels wird mit dem Auftreten des Pigmentes im Tapetum nigrum ein heller Streifen deutlich, der vom Sehnerv bis zum freien Vorderrande der Chorioïdea sich erstreckt. Er entspricht der durch das Einwachsen der Glaskörperanlage an der secundären Augenblase auftretenden Spalte (*s*), die somit Retina

Fig. 263.

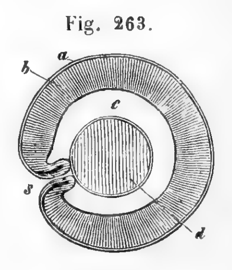


Fig. 263. Durchschnitt durch die secundäre Augenblase eines Fischembryo, senkrecht auf die »Chorioïdealspalte« *s*. *a* Aeussere Lamelle (Tapetum nigrum). *c* Innere Lamelle (Retina) der Augenblase. *c* Vom Glaskörper erfüllter Raum. *d* Linse, an welche die eingestülpten Ränder der Chorioïdealspalte sich anlegen. (Nach S. Schenk.)

und die Pigmentschichte der Chorioïdea (Tapetum nigrum) betreffen muss. Man bezeichnet sie als Chorioïdealspalte, obgleich die ausserhalb der hier getrennten Theile liegende Chorioïdea keineswegs davon betroffen ist.

An dieser so gestalteten Anlage des Auges ergeben sich fernere Veränderungen theils durch Differenzirung der einzelnen oben angeführten Theile, theils durch Modificationen der Gestalt des Ganzen. Mit dem Eindringen des Cutisfortsatzes in die secundäre Augenblase, wobei derselbe Vorgang auch an dem den Stiel der Blase darstellenden Sehnerven stattfindet, gelangen, (wenigstens bei Säugethieren) Blutgefässe in den Binnenraum und verbreiten sich in der Peripherie der Glaskörperanlage, wo ihnen ein bedeutender Antheil an der Ernährung und am Wachsthum dieses Gebildes zuerkannt werden muss. Auch die Linse wird bei Säugethieren von einer gefässführenden Bindegewebskapsel umgeben, die vor der Geburt, bei manchen sogar erst später, wieder verschwindet.

§ 369.

Bezüglich der Formverhältnisse des Bulbus ergibt sich für die Fische (Fig. 262) eine bedeutende Abflachung des vorderen Segmentes, indem der im Verhältnisse zur Sclerotica sehr ausgedehnten Cornea bei bedeutender Dicke nur eine geringe Wölbung zukommt. Auch unter



den Amphibien finden sich einzelne Abtheilungen mit vorne abgeflachtem Bulbus, während unter den Reptilien bei Schlangen und Crocodilen eine bedeutendere Wölbung der Cornea charakteristisch ist.

Bei den meisten Vögeln (Fig. 266) wird der Bulbus in ein vorderes und hinteres Segment getheilt, wovon das erstere die stark convexe Cornea trägt und vom hinteren scharf abgesetzt ist. Diese eigenthümliche Augenform erscheint am meisten bei Raubvögeln ausgeprägt, dagegen treten bei den Schwimm- und Stelzvögeln mit bedeutender Abflachung der Cornea die umgekehrten Verhältnisse auf. Auch unter

Fig. 264. Auge von Esox lucius. Horizontalschnitt. *c* Cornea. *p* Processus falciformis. *s' s'* Verknöcherungen der Sclerotica.

Fig. 265. Auge von Monitor. Horizontalschnitt. *c* Cornea. *p* Processus falciformis.

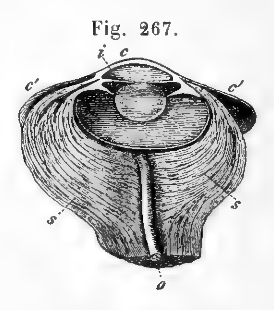
Fig. 266. Auge von Falco chrysaëtos. Horizontalschnitt. *p* Kamm. (Nach W. Sömmerring.)

den Säugethieren besteht bei vorherrschender sphärischer Form doch eine grosse Mannichfaltigkeit.

Bezüglich der einzelnen Theile des Wirbelthierauges ist für die Sclerotica anzuführen, dass sie durch die verschiedenen Formen der Bindesubstanz dargestellt sein kann, und bald aus derbem Bindegewebe besteht, bald aus knöchernen Theilen oder aus Knorpel gebildet wird. Letzteres Verhalten findet sich bei den Selachiern, Chimären und Ganoïden, ferner bei den Amphibien vor. Bei den Knochenfischen sind diese Verhältnisse am mannichfaltigsten und bald ist die Sclerotica nur aus Bindegewebe, bald aus Bindegewebe und Knorpel, bald wieder aus diesem und Knochenstücken gebildet.

Bei Eidechsen, Schildkröten und Vögeln wird der vordere, an die Cornea stossende Theil der Sclerotica durch einen Kranz flacher aneinander liegender oder über einander sich wegschiebender Knochenstücke (Scleroticalring) gestützt (Fig. 266. *s'*). Mit Ausnahme der Monotremen wird die Sclerotica der Säugethiere aus Bindegewebe dargestellt. Die Dickeverhältnisse der Sclerotica sowohl in den einzelnen Classen der Säugethiere, wie auch an verschiedenen Stellen des Auges sind vielen Schwankungen unterworfen. In der Regel ist die Dicke am beträchtlichsten am Uebergange in die Cornea; bei den im Wasser lebenden Säugethieren nimmt die Dicke nach hinten bedeutender zu, z. B. bei Walfischen, (Fig. 267. *s*).

Fig. 267.



Die Chorioïdea setzt sich aus mehreren Schichten zusammen, die im Ganzen mit den vom Menschen bekannten übereinstimmen. Die gefässhaltigen Schichten, sowie der Pigmentüberzug sind die wichtigsten davon. Vorne bildet sie die faltigen, bei Selachiern und Ganoïden (Stör) wenig entwickelten, bei den meisten Teleostiern fehlenden Ciliarfortsätze und setzt sich von da als Iris fort, die mit ihrem Innenrande die in ihrer Configuration sehr verschiedene Pupille begrenzt. Diese ist z. B. unter den Säugethieren in die Quere ausgedehnt bei Wiederkäuern und Einhufern, zuweilen mit vorhangartigen Fransen ausgestattet (Ziegen, Kameele). Vertical verlängert erscheint sie bei Carnivoren.

Eine eigenthümliche Modification der Chorioïdea findet sich im Augengrunde vieler Wirbelthiere als Tapetum lucidum, welches eine meist grünliche oder bläuliche, metallisch schimmernde Stelle von verschiedener Ausdehnung vorstellt und bald durch Gruppen nadelförmiger Krystalle in den Zellen der Tapetumschichte (Selachier), bald durch ein faseriges Gewebe (carnivore Säugethiere und Wieder-

Fig. 267. Auge von Balaena mysticetus. Horizontalschnitt. (Nach W. Sömmerring.)

käuer) dargestellt wird. Sie bedingt das Leuchten der Augen im Dunkeln.

Als eine besondere der Chorioïdea äusserlich anliegende Bildung kommt bei Fischen ein Gefässplexus vor, die sogenannte Chorioïdealdrüse. Eine den vorderen Abschnitt der Chorioïdea umgebende muskulöse Schichte bildet zum grössten Theil den als Ligamentum ciliare bekannten Ring, der meist in mehrere Schichten geordnet ist. Von da aus setzt sich die Muskulatur in die Iris fort, in der radiäre und circuläre Fasern vorkommen. Bei Fischen, Amphibien und Säugethieren besteht diese Muskulatur aus glatten Fasern; aus quergestreiften bei Reptilien und Vögeln.

Die der Chorioïdea angelagerte Retina erstreckt sich bis zum Anfange des Ciliarkörpers der ersteren nach vorne. In ihr findet der Sehnerv seine Ausbreitung und Endigung. Die Vertheilung der Sehnervenfasern nimmt die innerste vom Glaskörper nur durch eine dünne Membran getrennte Schichte der Retina ein, darüber, also nach aussen zu liegt eine Schichte von Ganglienzellen, worauf noch zwei aus kleinen Zellen gebildete Schichten (sog. Körnerschichten) folgen, die durch Schichten theilweise radiärer Fasern von einander getrennt sind. Diese Schichten werden von den Endfasern des Opticus derart durchsetzt, dass die Elemente der Schichten mit jenen zusammenhängen, gleichsam in sie eingeschaltet sind. Zu äusserst folgt endlich eine aus stäbchen- und zapfenförmigen Gebilden zusammengesetzte Schichte, die Stäbchenschichte. Diese den Krystallstäbchen des Arthropodenauges oder den Stäbchen des Molluskenauges ähnlichen Endapparate sind also hier der Oeffnung des Auges abgekehrt, und dadurch unterscheidet sich das Wirbelthierauge von den Sehwerkzeugen der Wirbellosen, wie sehr auch sonst, z. B. im Molluskenauge, manche Uebereinstimmungen bestehen. Dieses gänzlich verschiedene Verhalten des percipirenden Apparates ist ein neuer, verwandtschaftliche Verhältnisse zwischen Mollusken und Vertebraten ausschliessender Punkt. Mit der Entstehung der secundären Augenblase hängt die Bildung eines besonderen Organes zusammen, welches von der Uebergangsstelle des Sehnerven in die Retina in den Glaskörper eindringt, und ohne directe Verbindung mit der Chorioïdea einen gefässhaltigen dunkel pigmentirten Fortsatz vorstellt. Ein solcher findet sich als processus falciformis im Auge mancher Teleostier. Das bei manchen Fischen durch eine Schichte glatter Muskelfasern ausgezeichnete Ende bietet eine an den hinteren Theil der Linsenkapsel befestigte Anschwellung, (Campanula Halleri) (Fig. 264. *p*). Diese Fortsatzbildungen bestehen in etwas modificirter Weise auch im Auge der Reptilien und Vögel. Bei Eidechsen kommt eine kolbig verdickte, den Rand der Linsenkapsel erreichende Falte vor, die auch Wiederholungen mehrerer Falten neben sich haben kann (Fig. 265. *p*). Im Auge der Crocodile ist dieses Gebilde wenig entwickelt. Bei den Vögeln ist es durch Ver-

mehrung der Falten ausgezeichnet, und wird als Kamm unterschieden (Fig. 266. *p*). Mit breiter Basis entspringend ragt es in den Glaskörper und erreicht bei manchen Schwimm- und Stelzvögeln gleichfalls die Linsenkapsel. Bei den Struthionen ist das Ende des mehr konisch gestalteten Kammes beutelartig erweitert (Marsupium). Dem Apteryx fehlt er ebenso wie den Säugethieren. Daraus ergeben sich Verschiedenheiten für die Eintrittsstelle des Sehnerven, die je nach der Ausdehnung der Basis dieses Fortsatzes verschieden weit sich nach der Seite erstreckt.

Hinsichtlich der Linse ist die nach den Medien wechselnde Form bemerkenswerth. Sehr gross und vollkommen sphärisch erscheint die Linse der Fische, auch bei Amphibien wiederholt sich die runde Gestalt und bei den im Wasser lebenden Säugethieren, indess sonst, wie bei Reptilien und Vögeln, mehr abgeplattete Formen, allerdings in verschiedenen Abstufungen bestehen. Durch die Befestigung der Linse an den Ciliartheil der Chorioïdea wird der Binnenraum des Auges in einen vorderen und hinteren Raum geschieden. Den hinteren füllt der Glaskörper, der vordere zwischen Vorderfläche der Linse und Cornea liegende ist häufig auf einen minimalen Abschnitt beschränkt, indem die Linse bei Reptilien, und bei Vögeln sehr nahe hinter der Cornea liegt, und dann unmittelbar vor sich die Iris aufgelagert hat.

§ 370.

Mit dem Auge stehen Hilfsorgane in Verbindung, welche theils zur Bewegung, theils zum Schutze des Bulbus dienen, und in ihrer Umbildung sehr verschiedene Grade aufweisen. Die Bewegungen des Augapfels werden allgemein durch sechs, bei den Myxinoïden rückgebildete Muskeln vermittelt. Von diesen sind vier als gerade, zwei als schiefe zu unterscheiden. Die geraden nehmen ihren Ursprung vom hinteren Theile der Orbita und sind bei vielen Teleostiern in Anpassung an eine durch bedeutenderes Volum des Bulbus bedingte Länge in einen Canal an der Schädelbasis eingebettet. Allgemein ist ihr Ursprung ziemlich weit hinter der Austrittsstelle des Opticus, erst in den höhern Abtheilungen werden Beziehungen zu jener Stelle erlangt. Zu den vier geraden Augenmuskeln kommt bei den Amphibien und Reptilien noch ein den Bulbus rückziehender Muskel, welcher den Opticus umlagert. Dieser erhält sich auch bei den meisten Säugethieren und zerfällt in mehrere, von der Eintrittsstelle des Sehnerven in die Orbita zum Bulbus tretende Abschnitte (bei Carnivoren in vier). Von den beiden an dem vorderen Theile der medialen Orbitalwand entspringenden Obliqui geht der obere bei den Säugethieren eine Aenderung des Verlaufs ein. Er hat nämlich seinen Ursprung mit den geraden Augenmuskeln gemein, und sendet die Endsehne durch eine Gelenkrolle im Winkelverlaufe zum Bulbus.

Die Schutzorgane des Auges zerfallen in die Augenlidbildungen und einen Drüsenapparat. Das Auge erhält schon bei der Anlage des Bulbus einen Ueberzug des Integumentes, welcher stets die Cornea überkleidet (Conjunctiva corneae), oder über einen Theil des vorderen Abschnittes der Sclerotica sich erstrecken kann (Conj. scleroticae). Durch Faltenbildung des Integumentes in der Nähe des Bulbus entstehen vor ihn sich lagernde und ihn mehr oder minder deckende Duplicaturen. Die innere Lamelle dieser Falten ist eine Fortsetzung der Conjunctiva, die am Rande ins äussere Integument übergeht. Solche Augenlidbildungen bestehen bereits bei Fischen. Zwei wenig vorragende und bewegliche Duplicaturen erscheinen bei Selachiern als Andeutungen eines oberen und unteren Augenlides, und bei manchen Haien ist noch eine am vorderen Augenwinkel entstehende dritte Duplicatur vorhanden, die vor die Aussenfläche des Bulbus gezogen werden kann (Nickhaut). Ganoïden und Teleostier besitzen nur die unbeweglichen Falten oder auch nur Andeutungen davon, und dann meist derart gelagert, dass sie als vorderes und hinteres Augenlid unterschieden werden. Am häufigsten geht das Integument sogar glatt an die Cornea über. Eine derartige Verbindungsweise zeigt sich auch bei den Perennibranchiaten und Derotremen. Manche Salamandrinen und die Mehrzahl der ungeschwänzten Amphibien sind mit horizontal gelagerten Augenlidern versehen, von welchen das untere bewegliche wie eine Nickhaut fungirt.

Bei den Reptilien und Vögeln ist die bei Selachiern vorhandene Einrichtung weiter entwickelt, indem nicht nur die Nickhaut, sondern auch ein oberes und unteres bewegliches Augenlid vorhanden ist. Bei manchen Sauriern (Ascalabotae) und den Schlangen werden Augenlider als eine ringförmige Falte angelegt, die weiter vorwachsend schliesslich eine vor dem Auge liegende pellucide Membran bilden, welche die Cornea von aussen gänzlich abschliesst. Der circulären Anlage dieser Bildung entspricht das kreisförmige Augenlid der Chamäleonten. Für die beiden horizontalen Augenlider wie für die Nickhaut besteht ein Muskelapparat, besonders für letztere von complicirter Beschaffenheit. Während die beiden horizontalen Augenlider bei Säugethieren fortbestehen, nur mit der Verschiedenheit, dass das obere gegen das bei Reptilien und Vögeln grössere untere überwiegt, ist die Nickhaut Rückbildungen unterworfen. Sie besteht zwar noch bei Vielen, und besitzt wie auch die beiden anderen Augenlider eine Knorpellamelle als Stütze, aber in einzelnen Abtheilungen ist sie auf eine am vorderen (innern) Augenwinkel liegende Falte reducirt, die bei Affen wie beim Menschen als Plica semilunaris ihre ursprüngliche Bedeutung verlor.

Ein den Augenlidern zugetheilter Drüsenapparat kommt erst bei Amphibien und Reptilien zur Sonderung, und tritt mit einer unter der Nickhaut ausmündenden Drüse, der Harder'schen Drüse, auf. Sie besteht bei Vögeln fort und ebenso bei Säugethieren, wo sie, zuweilen

in zwei Theile zerfallen, am innern Winkel der Orbita gelagert ist; den Primaten fehlt sie.

Eine zweite Abtheilung von Drüsen bilden die am äusseren Augenwinkel gelagerten Thränendrüsen. Sie erscheinen erst bei den Reptilien, von geringerer Grösse als die Harder'sche Drüse, und verhalten sich in dieser Weise auch bei den Vögeln. Eine grössere Ausdehnung besitzen sie bei den Schlangen, Schildkröten und Säugethieren, deren Thränendrüse aus einem Complexe einzelner, meist in 1 oder 2 grössere Massen gruppirter Drüsen besteht; den Cetaceen fehlen sie.

Für das unter das obere Augenlid abgesonderte Secret dieser Drüsen bildet sich ein besonderer Abführweg schon im Embryonalzustand aus. Die zwischen dem Oberkieferfortsatze und dem äusseren Nasenfortsatze durch die Differenzirung dieser Theile gebildete, von der Gegend des inneren Augenwinkels gegen den Rand der Nasengrube führende Rinne, wird mit der Ausbildung jener Fortsätze mehr vertieft (Thränenrinne) und bald von ihren Rändern überwachsen, so dass sie einen Canal vorstellt, der nach Entstehung der Nasenhöhle in letztere, und zwar unterhalb der unteren Muschel ausmündet. Am inneren Augenwinkel erleidet dieser Thränencanal mehrfache fernere Differenzirungen, von denen die Scheidung in Thränencanälchen (eine grössere am unteren Augenlide liegende Anzahl [3—8] bei Crocodilen, eine geringere [2] bei Vögeln und Säugethieren) aufgeführt werden kann.

Hörorgane.

§ 371.

Das nur bei den Acrania vermisste Hörorgan der Wirbelthiere nimmt gleichfalls seine Entstehung aus dem Integumente, und wird während der ersten Embryonalperiode als eine in der Höhle des Nachhirns nach innen sich erstreckende Wucherung angelegt. Ein solches oberflächliches, somit die Endigungen eines Hautnerven tragendes Organ muss als der Ausgangspunkt der hochgradigen Sonderung gelten, die

Fig. 268.

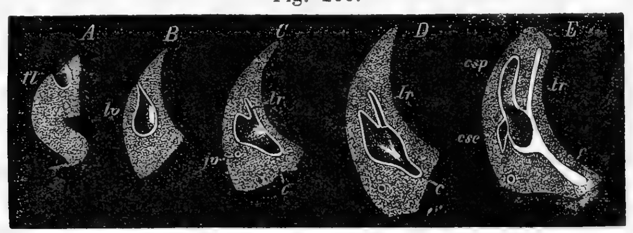


Fig. 268. Entwickelung des Labyrinthes beim Hühnchen. Senkrechte Querschnitte der Schädelanlage. *fl* Labyrinthgrube. *lv* Labyrinthbläschen. *c* Anlage der Schnecke. *lr* Recessus labyrinthi. *csp* Hinterer Bogengang. *cse* Aeusserer Bogengang. *vj* Jugularvene. (Nach Reissner.)

bei den Wirbelthieren ziemlich frühzeitig eingeleitet wird. Aus der ersten Anlage geht ein mit einer deutlichen Communication nach aussen versehenes Bläschen hervor (Huschke), welches allmählich sich abschnürt (vergl. Fig. 268) und mit der Differenzirung der knorpeligen Schädelkapsel, von dem hinteren seitlichen Abschnitte derselben umschlossen wird. Dieses primitive Ohrbläschen ist die Anlage eines complicirten Hohlraumsystemes, in dessen Wänden der Acusticus mit Endapparaten in Verbindung steht. Aus ihm entsteht das häutige Labyrinth, und die es und seine Differenzirungen als knorpelige Ohrkapsel umgebenden Wandungen des Craniums werden zum knorpeligen und knöchernen Labyrinthe. Zu jenem wichtigsten Abschnitt des Hörorganes treten in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere noch besondere Vorrichtungen als Hilfsorgane, vorzüglich als Apparate der Schall-Leitung hinzu.

Der einfachste Zustand des Labyrinthes findet sich bei den Cyclostomen. Von dem primitiven Bläschen hat sich bei Myxinoïden eine an zwei Stellen mit ihm in Zusammenhang bleibende Strecke gesondert, die einen halbkreisförmigen Canal bildet, und so das ganze Labyrinth ringförmig erscheinen lässt. Die Petromyzonten bieten zwei dieser Canäle dar, jeder mit einer ampullenartigen Erweiterung beginnend, und der übrige Theil des Labyrinthbläschens bildet den »häutigen Vorhof« (Vestibulum), an dem eine besondere Ausbuchtung als Anlage einer neuen Differenzirung auftritt. Bei den gnathostomen Wirbelthieren kommt es noch zur Bildung eines dritten Canals, so dass von nun an drei halbkreisförmige Canäle mit dem Vorhof in Verbindung stehen. Die bei der Einsenkung des Labyrinthbläschens entstehende stielartige Verlängerung bleibt auch nach der Differenzirung des Labyrinthes als eine Fortsatzbildung desselben (Ductus endolymphaticus) bestehen und wird sogar bis zur Oberfläche des Craniums offen gefunden (Selachier). Auch bei Reptilien (Natter, Eidechse) besteht jener Canal, der sehr frühzeitig sich nach aussen abschliesst, und an diesem blinden Ende sich erweitert. Er wird mit der Entwickelung des knöchernen Schädeldaches in die Schädelhöhle mit eingeschlossen, und bildet bei den Embryonen jener Thiere den Recessus labyrinthi. Bei den Vögeln besteht derselbe (Fig. 268. *l. r*) nur vorübergehend als offener Raum, ähnlich auch bei den Säugethieren, wo er später den sogenannten Aquaeductus vestibuli vorstellt. Vorhof und Bogengänge füllen die Räume des soliden Labyrinthes nur theilweise aus. Sie sind bei allen Fischen von beträchtlicher Grösse. Bei Selachiern und Lepidosiren wird das Labyrinth vollständig von den Wandungen der Schädelhöhle umgeben, während bei Chimaera, den Ganoïden und Teleostiern diese Umschliessung sich nur auf einen Theil des Labyrinthes erstreckt, und ein anderer, der mediale, frei in die Schädelhöhle sieht (Fig. 269). Von den drei Bogengängen sind zwei in der Richtung von mehr oder minder senkrechten Ebenen gelagert, und werden als vorderer (Fig. 269. *e*)

und hinterer (*d*) unterschieden. Ein dritter, äusserer, liegt in einer mehr horizontalen Ebene. Die beiden senkrechten besitzen meist ein gemeinsames Einmündestück (*c*) in den Vorhof und an den beiden anderen Enden Ampullen. Der horizontale Bogengang besitzt die Ampulla an seinem hinteren Schenkel.

§ 372.

Der die Bogengänge entsendende Theil des Labyrinthes sondert sich schon bei den Fischen in mehrere Abschnitte. Ein oberer steht mit den Bogengängen in unmittelbarem Zusammenhange (Utriculus, Alveus communis), und verbindet sich zugleich in verschiedenem Maasse deutlich mit einem unter ihm gelegenen Säckchen (Sacculus). Sowohl Sacculus als Utriculus enthalten als Otolithen Concremente von constanter, nach den Abtheilungen wechselnder Form, die oft eine ansehnliche Grösse erlangen können; der des Sacculus wird als Sagitta, jener des Utriculus als Lapillus bezeichnet. Am Utriculus zeigt sich eine fernere Sonderung in mehrere Abschnitte. Sowohl an der Wand beider Räume als auch an den Ampullen der Bogengänge findet der Uebergang von Acusticus-Aesten in Endapparate statt; in den Ampullen liegen sie auf einer Querleiste (Crista acustica), in den Säckchen bilden sie die Maculae acusticae.

In dem Verhalten des Utriculus und Sacculus finden sich zahlreiche Modificationen vor, ebenso in der Lagerung der Bogengänge zu einzelnen Theilen des Schädels. In ersterer Beziehung sind Verbindungen des häutigen Vorhofes mit der Schwimmblase bemerkenswerth. Die Einrichtung selbst kommt auf verschiedene Art zu Stande, findet

Fig. 269.

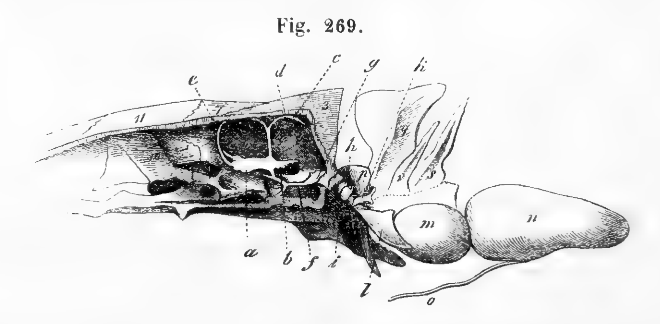


Fig. 269. Gehörorgan von Cyprinus carpio. *a* Vestibulum membranaceum. *b* Ampulle des hinteren und äusseren halbkreisförmigen Canales. *c* Vereinigter vorderer und hinterer Canal. *d* Hinterer, *e* vorderer, *f* Canalis sinus imparis. *g* Sinus auditorius membranaceus impar. *h* Claustrum. *i k l* Kette der Verbindungsknöchelchen. *m n* Schwimmblase. *o* Luftgang. *p q r s* Dornfortsätze der ersten Wirbel. Die Zahlen bezeichnen die einzelnen Schädelknochen: 1 Occipitale basilare, 2 laterale. 3 4 Occipitale superius. 6 Petrosum. 7 Scheitelbein. 10 Alisphenoïd. 11 Frontale. (Nach E. H. Weber.)

sich am einfachsten bei einigen Percoïden und Sparoïden, wo der Vorhof sich zu durchbrochenen, nur mit einer Membran geschlossenen Stellen des Schädels fortsetzt, an welche Verlängerungen der Schwimmblase sich anlegen. Complicirter gestalten sich die Verhältnisse bei vielen Familien der Physostomen. Bei Cyprinoïden erstreckt sich der Sacculus (Fig. 269. *a*) nach hinten, um sich mit dem der anderen Seite durch einen querliegenden Canal (Sinus impar) zu verbinden. Aus letzterem tritt jederseits ein häutiges Säckchen (Atrium sinus imparis) zu einer am hinteren Schädelabschnitte gelegenen Oeffnung, welche zum Theile von einem napfförmigen Knochenstückchen verschlossen wird. Dieses verbindet sich durch Bandmasse mit einer Reihe verschieden geformter Knochenstückchen (*i*, *k*, *l*), von welchen das letzte und grösste dem vorderen Ende der Schwimmblase (*m*) angeheftet ist. Diese Knöchelchen gehen aus den Anlagen vorderer Rippen hervor, und bilden eine continuirliche Kette zwischen dem Vorhofe und der Schwimmblase. Auch die Siluroïden und Clupeïden bieten ähnliche aber in anderer Weise ausgeführte Verbindungen mit der Schwimmblase dar.

§ 373.

Das Labyrinth der Amphibien wird vollständiger von der Schädelwand umschlossen, und jenes der Reptilien, Vögel und Säugethiere liegt ganz in knöcherne Theile eingebettet. An Umfang tritt es gegen die bei Fischen gegebenen Dimensionen bedeutend zurück. Relativ ansehnlich ist es noch bei den Amphibien, am wenigsten umfänglich bei Säugethieren. Die allgemeinen Verhältnisse des Labyrinthes bieten im Wesentlichen Uebereinstimmungen dar. Verschiedenheiten liegen theils in der Art der Verbindung der beiden Vorhofsräume, des Utriculus und Sacculus, untereinander, sowie in dem Verlaufe der vom Utriculus entspringenden Bogengänge. Von den letzteren kann der hintere sich mit dem äusseren kreuzen (Vögel).

Dem mehr gleichartigen Verhalten des geschilderten Abschnittes des Labyrinthes gegenüber stellt sich ein erst in den höheren Abtheilungen selbständig entfalteter Theil, der bei den Säugethieren seiner Gestalt gemäss als Schnecke (Cochlea) bezeichnet wird und von den unteren Abtheilungen her eine continuirliche Reihe allmählicher Differenzirungen nachweisen lässt (Hasse). Bei Fischen findet sich eine Spur hievon in einer meist unansehnlichen nur in einigen Fällen ausgedehnteren Ausbuchtung des Sacculus. Sie führt bei den Selachiern viele kleine Otolithen, bei Teleostiern einen grösseren (Asteriscus). Bei den Amphibien ist diese Ausbuchtung des Sacculus selbständiger geworden, ohne die Verbindung verloren zu haben und liegt noch nach hinten gerichtet.

Einen weiteren Schritt der Differenzirung zeigt dieser die Endigung eines Acusticuszweiges tragende Theil bei Reptilien und Vögeln,

wo die ihn bildende Ausbuchtung (Fig. 268. *C. D. E. c*) als ein kurzer Kegel von der medianen Labyrinthwand abwärts gerichtet ist, und mit dem anderseitigen convergirt.

Das blinde Ende dieses Gebildes ist abgerundet und zuweilen kolbig verdickt (Lagena). Unter den Säugethieren erscheint dasselbe nur bei den Monotremen noch auf jener Stufe, die es bei den anderen durchläuft, indem es in einen spiralig gewundenen Canal auswächst, von dessen Gestalt die Bezeichnung genommen ist. Anfänglich nur von einer Verlängerung des Vorhofs (Sacculus) gebildet, treten an ihm besondere Differenzirungen auf, indem jener vom Sacculus hervorgehende Canal (Ductus cochlearis) nur durch einen engeren Canal (Canalis reuniens) mit dem Sacculus verbunden bleibt, und auf seinem Verlaufe von zwei Seiten her von Hohlräumen umlagert wird, die ihn auf seinen Windungen begleiten, um am Ende (Kuppel der Schnecke) in einander überzugehen. Während der eine mit dem knöchernen Vorhofe verbunden ist, ist der andere an seinem Beginne davon abgeschlossen und steht nur mittelbar, eben durch jene Communication am Ende der Schnecke, mit dem Vorhofsraum in Zusammenhang. Somit sind drei Räume in der Säugethierschnecke unterscheidbar, von denen nur einer, eben der Ductus cochlearis, mit den häutigen Theilen des Vorhofs in Verbindung steht. Die beiden andern bilden die Scalae; die mit dem um die häutigen Theile des Vorhofs befindlichen Raume in Verbindung stehende Scala ist die Scala vestibuli, der zweite, bei aufrecht gedachter Schnecke unter der Vorhofstreppe verlaufende Raum, die Scala tympani. Beide Scalae umfassen den nach der Peripherie der Windungen gelagerten Schneckengang, in welchen die Endapparate des Schneckennerven (Corti'sches Organ) sich ausbreiten. Da die Scalae als Lücken in dem den Ductus cochlearis begleitenden Gewebe auftreten, so sind sie den Räumen gleich zu erachten, welche zwischen den häutigen Bogengängen und ihren knöchernen Wandungen, oder auch zwischen häutigem und knöchernem Vorhofe sich bilden, und mit der Perilymphe erfüllt sind.

In dem an der Aussenfläche des Craniums liegenden Theile der Wandung des knöchernen Labyrinths treten von den Amphibien an Lücken auf, welche eine auf verschiedene Weise zu Stande kommende Communication mit anderen dem Gehörorgane sich zufügenden Einrichtungen gestatten. Eine solche Durchbrechung des knöchernen Vorhofs bildet die stets durch einen plattenförmigen Skelettheil verschlossene Fenestra ovalis. Eine zweite erst bei den Reptilien bestehende, an die Ausbildung der Schnecke geknüpfte Oeffnung (Fenestra rotunda) liegt durch eine Membran verschlossen in der Wand der Scala tympani.

Beide Einrichtungen stehen mit dem Auftreten äusserer Leiteapparate in Zusammenhang.

§ 374.

Mit dem Hörorgane setzen sich von den Visceralbogen gebildete Theile in Zusammenhang. Die erste, bei Selachiern und Ganoïden zwischen dem oberen Theile des Kiefer- und des Zungenbeinbogens gelagerte, als »Spritzloch« fortbestehende Kiemenspalte tritt von den Amphibien an in nähere Beziehung zum Labyrinthe, indem sie an der von der aufgeführten Oeffnung durchbrochenen Labyrinthwand vorüberzieht. Sie gestaltet sich zu einem Hohlraume, der an seinem weiteren, medial von der Labyrinthwand begrenzten Abschnitte als Paukenhöhle, an dem in die primitive Mundhöhle führenden Stücke als Tuba Eustachii bezeichnet wird. Eine offene, dem Verhalten des Spritzloches ähnliche Communication von aussen nach innen besteht bei Allen während des ersten Entwickelungszustandes. Dann bildet sich jedoch, wie es scheint durch Wucherung der Wandung, ein Verschluss der Spalte, der zu verschiedenen Zuständen führt. Bei den Cöcilien und den Urodelen bleibt die Spalte geschlossen, so dass eine Paukenhöhle sowie deren Fortsetzung in die Mundhöhle fehlt. Die Anuren schliessen sich mit einer Abtheilung hieran an (Pelobatiden), indem bei diesen nur Andeutungen einer Ausstülpung der Rachenhöhlenschleimhaut gegen jene der Paukenhöhle entsprechende Stelle vorkommen. Dagegen setzt sich diese Ausstülpung bei den meisten Anuren weiter fort, und führt in eine Paukenhöhle, welche nach aussen durch das Trommelfell abgeschlossen wird. Bei den Reptilien fehlt den Schlangen und Amphisbänen die Paukenhöhle, und bei Chamäleo ist zwar die mit der Rachenhöhle verbundene Paukenhöhle vorhanden, allein das Trommelfell fehlt, während diese Theile bei den übrigen Reptilien wie bei den Vögeln vorkommen.

Die inneren Oeffnungen beider Tuben sind bei Crocodilen und Vögeln in einen gemeinsamen Canal vereint, wie es unter den Amphibien bei Pipa der Fall ist. Die bei Säugethieren stets getrennt ausmündende Tuba führt in eine verschieden weite Paukenhöhle, die durch ein Tympanum nach aussen abgeschlossen ist. Von der Paukenhöhle aus entstehen neue in andere Theile eindringende Räume untergeordneter Bedeutung. Crocodile und Vögel, auch Säugethiere sind mit solchen versehen.

§ 375.

Die mit der knöchernen Labyrinthwand in Verbindung tretenden Theile des Visceralskelets setzen den Apparat der Gehörknöchelchen zusammen, deren Homologieen für die einzelnen Classen noch nicht festgestellt sind. Der oberste Abschnitt des zweiten Visceralbogens — bei Fischen das Hyomandibulare — bildet einen die Fenestra ovalis verschliessenden, dort mittelst eines Ringbandes befestigten Skelettheil, der sich von dem folgenden Abschnitte getrennt hat. Bei

den Urodelen ist jenes Verschlussstück entweder ein plattes Knöchelchen (Operculum), das mit einem Bande zum Palato-Quadratum zieht, oder es besitzt einen stielartigen Fortsatz. Bald ist das Operculum knorpelig und sein Stiel knöchern (Siredon), bald trifft sich das umgekehrte Verhalten (Menopoma). Beide Theile sind bei den Cöcilien verknöchert. Aehnlich verhalten sich die Schlangen (Eurystomata), bei denen ein Knochenstückchen (Columella) sich zum Quadratbein erstreckt.

Beim Auftreten eines Trommelfells geht die Columella mit diesem eine Verbindung ein, indem deren knorpeliges, häufig durch Fortsätze eigenthümlich gestaltetes Ende in jenes sich einsenkt. Die Auskleidung der Paukenhöhle umfasst dann einen Theil der Columella, und lässt letztere in verschiedenem Grade in der Paukenhöhle gelagert erscheinen. Diese Einrichtungen beginnen mit den Anuren, und finden bei Sauriern, Cheloniern, Crocodilen und Vögeln eine weitere Ausbildung. Wesentlich äussert sich diese durch die Ausdehnung der Paukenhöhle über die Columella hinaus. Letztere stellt ein besonderes, bei Schildkröten sehr langes, dünnes Knochenstück vor, dessen der Fenestra ovalis angepasste Platte das eine Ende bildet. Mit zwei Schenkeln verbindet sich der Stab der Columella mit seiner Platte bei einigen Vögeln (Dromaeus), während er sonst einfacher ist oder gegen die Platte zu nur eine Verbreiterung aufweist.

Für die Säugethiere haben die Verhältnisse der Columella gleichfalls noch ihre Geltung, mit der Modification jedoch, dass sie sich niemals direct ans Trommelfell befestigt, sondern immer mit anderen Skelettheilen in Verbindung steht. Man bezeichnet sie hier als Stapes. Die Gestalt desselben ist bei Monotremen und bei manchen Beutelthieren einfach. Bei den monodelphen Säugethieren waltet die Spaltung in zwei die Platte tragende Schenkel vor. Die anderen Gehörknöchelchen werden durch Residua der Skelettheile des ersten Visceralbogens gebildet, wie oben angeführt ward (S. 481). Sie bilden den mit dem Stapes verbundenen Ambos, sowie den Hammer, der sich mit einem stielartigen Fortsatze dem Trommelfell einfügt. Was vorher einfacher durch die Columella allein, wird hier durch sie und zwei andere Knochen bewerkstelligt: eine Verbindung des Tympanum mit der Fenestra ovalis. Auch diese »Kette« von Gehörknöchelchen ist wenigstens zum grossen Theil in die Paukenhöhle gelagert, indem die vom Rachen her durch die Tuba sich fortsetzende Schleimhautauskleidung sie überzieht. Die Paukenhöhle selbst erhält jedoch eine andere Beziehung, da sie ausser der von der Labyrinthwand gebildeten Umgrenzung vorzüglich noch durch das Os tympanicum gebildet wird, welches anfänglich als Rahmen für das Tympanum auftrat.

§ 376.

Aus einer Fortsetzung der Ränder der ersten Visceralspalte geht das äussere Ohr hervor. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln fehlen

derartige Theile entweder vollständig, oder sie sind nur als vereinzelte, aus Anpassungen verschiedener Art entstandene Einrichtungen angedeutet. Eine solche kommt bei Crocodilen als eine das Trommelfell deckende, eine Knochenplatte umschliessende Hautfalte vor, und ähnlich erscheint bei manchen Vögeln (Eulen) eine bewegliche häutige Klappe. Durch eine, von den das Trommelfell tragenden Schädelknochen ausgehende Vorsprungsbildung kommt das Trommelfell selbst, wie schon bei Sauriern, tiefer zu liegen, und so entsteht ein kurzer »äusserer Gehörgang«. Verschieden von diesem ist der äussere Gehörgang der Säugethiere, indem gerade sein tieferer Theil vom Tympanicum gebildet wird. Daran schliesst sich das äussere Ohr, welches mit knorpeliger Grundlage in einen engen knorpeligen Gehörgang übergeht. Es fehlt den Monotremen. Die »Ohrmuschel« bietet zahlreiche Modificationen, theils in der Gestaltung, theils in den Beziehungen zu einem Muskelapparate, durch welche die Muschel oder Theile von ihr bewegt werden können. Ausser den, auch beim Menschen zuweilen noch sehr leistungsfähigen Muskeln, welche das gesammte äussere Ohr bewegen, finden sich noch Muskeln an dem Knorpel der Muschel selbst, welche theilweise, freilich als rudimentäre Organe noch dem Menschen zukommen. Einer grösseren Rückbildung erliegt dieses äussere Ohr bei den im Wasser lebenden Säugethieren. Reducirt bei Otaria, ist es bei anderen Pinnipedien ganz geschwunden, und ebenso verhalten sich die Sirenen und Walfische.

Excretionsorgane.

§ 377.

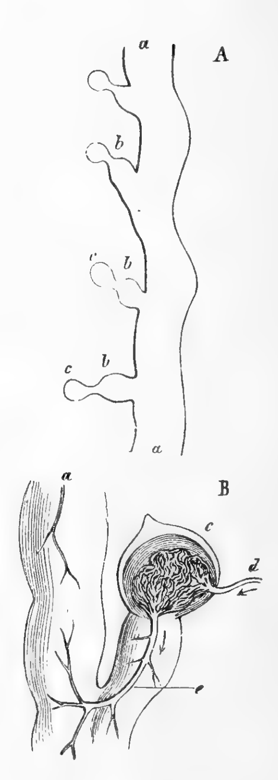
Die als Excretionsorgane unter den Wirbellosen verbreiteten Einrichtungen erscheinen in ihren wesentlichsten Verhältnissen auch auf die Wirbelthiere vererbt und lassen darin nicht wenig deutlich auch für den Wirbelthierstamm Verknüpfungen mit niederen, im übrigen weit davon entfernt stehenden Formen erkennen. Den einfachsten Zustand des Excretionsorgans repräsentirt ein längs des Körpers verlaufender Canal, der Urnierengang, der hinten in der Nähe des Afters nach aussen, und vorne mit abdominalem Ostium in die Leibeshöhle, in deren dorsaler Wand er liegt, ausmündet. Liegen darin bedeutende Uebereinstimmungen mit den Excretionsorganen der Würmer, so ist doch mit Hinblick auf die Metamerie des Wirbelthierkörpers die Eigenthümlichkeit nicht zu übersehen, dass der Urnierengang kein metameres Organ vorstellt, und damit auch zu den metameren Schleifencanälen der gegliederten Würmer kein vollständiges Homologon abgibt. Er wird demnach aus einem noch niederern, d. h. einem noch nicht in Metameren getheilten Zustand des Organismus abzuleiten sein und repräsentirt damit, der gleichfalls ungegliederten Chorda dorsalis ähnlich, eines der phylogenetisch ältesten Organe.

§ 378.

In der ersten Anlage tritt er vom mittleren Keimblatte gebildet, in manchen Abtheilungen in oberflächlicher Lage, unter dem vom äusseren Keimblatt stammenden Hornblatte auf, und erscheint darin den Excretionsorganen der Nematoden ähnlich, erst allmählich tiefer rückend und so der Leibeshöhle sich nähernd. Eine jenem ersten Befunde entsprechende Lage besitzt bei Amphioxus ein in den Seitenfalten des Integumentes verlaufender Canal, der zwar bezüglich seiner Mündungsverhältnisse noch nicht ausreichend gekannt, doch die Vermuthung entstehen lässt, dass in ihm der niederste, der Verbindung mit der Leibeshöhle noch entbehrende Zustand des Urnierenganges der Cranioten dauernd bestehe.

In engerem Zusammenschlusse erscheinen die Cranioten, deren Urnierengang stets der Leibeshöhle nahe rückt. Er zeigt sich am einfachsten unter den Cyclostomen bei Bdellostoma. Ein langgestreckter Canal (Fig. 270. *A B a*) entsendet von Strecke zu Strecke lateral verlaufende kurze Quercanälchen (*b*), deren blindes, durch eine Einschnürung abgesetztes Ende (*c*) einen Blutgefässknäuel (Glomerulus) (Fig. 270. *B*) einschliesst. Damit hat sich der Typus der Craniotenniere ausgeprägt, die Quercanälchen bilden die secretorischen Apparate (Harncanälchen) der Urnierengang selbst erscheint hier als Sammelröhre, fungirt als Harnleiter. In voluminöserer Weise, allein mit ganz ähnlichem Verhalten der Harncanälchen, zeigen sich die Nieren der Myxinen und Petromyzonten, die längs des hinteren Drittels der Leibeshöhle gelagert sind. Bei beiden Abtheilungen tritt der lateral verlaufende Harnleiter zum Bauchporus, bei den Petromyzonten nachdem er sich mit dem anderseitigen zu einem unpaaren weiteren Abschnitte verbunden hat.

Fig. 270.



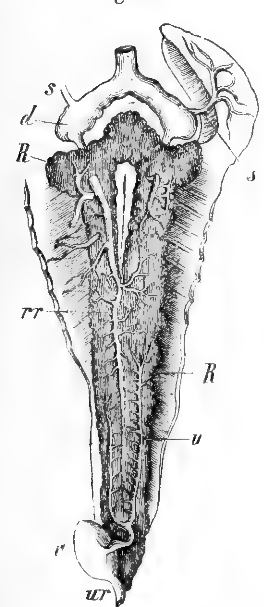
Das vordere Ende des Urnierenganges bietet eine bemerkenswerthe Complication, indem es mit mehrfachen trichterförmigen Anhängen besetzt

Fig. 270. *A* Ein Theil der Niere von Bdellostoma. *a* Harnleiter. *b* Harncanälchen. *c* Terminale Kapsel. *B* Ein Stück davon stärker vergrössert. *a*, *c* wie vorhin. In *c* ein Glomerulus, in welchen eine Arterie *d* eintritt, während eine austretende *e* sich auf Harncanälchen und Harnleiter verzweigt. (Nach J. Müller.)

ist, welche mit langen Cilien ausgekleidet frei in die Leibeshöhle münden. Dadurch empfängt die Vergleichung mit den Excretionsorganen der Würmer eine festere Grundlage. Der Urnierengang entspricht dem Schleifencanal, dessen inneres Ostium (zuweilen gleichfalls in Mehrzahl vorhanden) den Wimpertrichtern der ersteren im Allgemeinen homolog sein wird, und den drüsigen Abschnitt des Schleifencanals treffen wir an der Urniere durch die lateral vom Gange abtretenden Canälchen vorgestellt.

Der secernirende Theil der Drüse tritt bei den Fischen am vorderen Abschnitte des Urnierenganges zuerst auf, und bildet jenen Abschnitt, der bei vielen bis zum Kopfe reicht. An diesen Abschnitt schliesst sich der hintere als später gebildeter an. Das Ganze stellt ein compactes Drüsenorgan vor, welches von Peritoneum überkleidet längs der Wirbelsäule sich hinzieht, in einzelnen Abschnitten mehr, in anderen minder ausgebildet. Eine Sonderung in Lappen wird meist durch voluminösere Entwickelung einzelner Abschnitte ausgedrückt. Die Ausführwege (Fig. 271. *u*) verlaufen bald an der vorderen Fläche, bald mehr am lateralen Rande und treten bei Teleostiern meist zu einem unpaaren Abschnitte zusammen, der unter oder hinter der Genitalöffnung ausmündet.

Fig. 271.



An verschiedenen Stellen bieten diese Ausführwege Erweiterungen, bald am gemeinsamen Abschnitte, bald am gesonderten, welche Gebilde zwar als »Harnblasen« fungiren, aber morphologisch mit der Harnblase der höheren Vertebraten keine Gemeinsamkeit haben.

Die Ausführwege dieser Nierenbildungen fungiren nur bei einem Theile in ausschliesslichem Dienste der Excretion wie bei den Cyclostomen, indem schon bei den Fischen am Urnierengange eine Sonderung auftritt, die ihn, in analoger Weise wie es bei den Excretionsorganen der Würmer und Mollusken der Fall ist, als Ausleitweg der Geschlechtsproducte fungiren lässt. Bei Ganoïden tritt nämlich der das Ostium abdominale tragende, bei Cyclostomen terminal gelagerte Theil weiter nach hinten und erscheint damit wie ein Anhang des Urnierenganges (Störe), so dass der vor diesem Stücke gelagerte Theil des letzteren ausschliesslich der Niere angehört. Da nun jenes

Fig. 271. Harnorgane von Salmo fario. *R* Nieren. *u* Ureteren. *v* Blasenartige Erweiterung der Vereinigung beider Ureteren. *ur* Ausführgang derselben. *rr* Cardinalvenen (Venae renales revehentes). *d* Ductus Cuvieri. *s* Vena subclavia. (Nach Hyrtl.)

Ostium abdominale zur Aufnahme der Geschlechtsproducte dient, so wird der letzte Abschnitt des Urnierenganges gleichfalls als Ausführweg für jene Stoffe erweitert, und tritt damit in verschiedene Verrichtungen über. Unter den Teleostiern ist diese Sonderung eines Abschnittes des Urnierenganges wahrscheinlich noch weiter gediehen, und führte sogar zu innigeren Verbindungen mit den Geschlechtsdrüsen. Bestimmter ist dieses bei den Selachiern, Chimären und Dipnoïs der Fall, doch geht hier die Verwendung des vom Urnierengange sich sondernden Abschnittes in beiden Geschlechtern eine differente Richtung ein, wie beim Geschlechtsapparate dargelegt wird.

§ 379.

Bei den Amphibien erhält sich der vordere zuerst auftretende Theil der Urnieren nur unvollkommen, entweder verbindet er sich mit dem männlichen Geschlechtsapparate, oder er bleibt als ein Rudiment dem primitiven Urnierengange angeheftet. Der hintere Abschnitt bildet wieder den ansehnlichsten Theil, in Ausdehnung sehr wechselnd, in Lagerung der Niere der Fische gleichkommend. Wenn der vordere Abschnitt der Verbindung mit dem männlichen Geschlechtsapparate entbehrt, so ist der hintere in diese Beziehung getreten, und zeigt auch dadurch seine Zusammengehörigkeit zum vorderen an. Er erscheint entweder als eine zusammenhängende Masse oder ist bei gestreckterer Gestalt in eine Anzahl hinter einander gelegener Lappen aufgelöst.

Bezüglich der Ausführwege bestehen zwar sehr verschiedene, allein doch von einander ableitbare Verhältnisse. Alle Theile der Urniere münden anfänglich in den vom vordersten Abschnitte kommenden seitlich verlaufenden Urnierengang. Bei Manchen bleibt dieses Verhalten bestehen z. B. bei Proteus; indess bei Anderen die queren Ausführgänge sich unter einander vereinigen, um erst am Ende des Urnierenganges einzumünden. Aus der Vereinigung dieser Canäle geht ein neuer Canal hervor, den ich als secundären Urnierengang bezeichne. Der primäre Urnierengang geht dabei nicht zu Grunde, sondern wird zu Functionen des Geschlechtsapparates gezogen, von denen unten weiter die Rede sein wird.

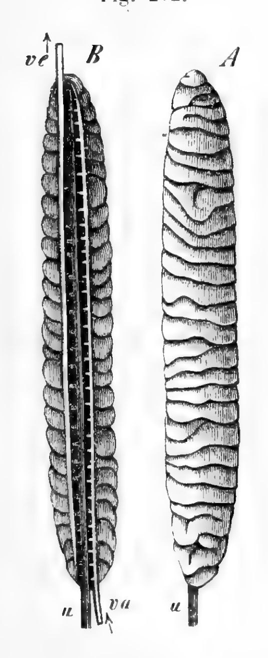
So spielt also das aus einem einfachen Canale — dem Urnierengang — differenzirte Organ schon bei den Anamnia eine verschiedenartige Rolle und erhält sich keineswegs gleichmässig in seiner primitiven Bedeutung. In höherem Grade tritt das bei den Amnioten hervor. Anfänglich in grösserer Ausdehnung durch die ganze Länge der Leibeshöhle vorhanden, erleidet die hier auch als Wolff'scher Körper bezeichnete Urniere eine Rückbildung und wird theilweise dem Geschlechtsapparat untergeordnet.

Die Rückbildung der Urniere steht bei den Amnioten mit der

Entwickelung der bleibenden Niere im Zusammenhang, indem die letztere als ein Sonderungsproduct der ersteren erscheint.

Die erste Anlage der Niere repräsentirt wieder ein Canal, der manchen Angaben zufolge als eine Sprossung vom Urnierengange nahe an der Einmündungsstelle desselben in die Cloake sich bildet. Dieser Nierengang wächst vorwärts und bildet mit seinem blinden Ende neue Wucherungen, die Anlage der drüsigen Niere, während der Gang zum Ureter wird. Bei den Reptilien und Vögeln beginnt mit der Differenzirung der Niere die völlige Trennung vom Urnierengange, indem das schon anfänglich sehr kurze gemeinsame Stück des Urnierenganges sich verkürzt, bis endlich Urnierengang und Ureter getrennt in die Cloake münden. Indem so die Niere der Amnioten als eine Differenzirung aus der Urniere erscheint, die wir bei den Anamnia als exclusives Nierenorgan antreffen, entsteht grosse Wahrscheinlichkeit für die Annahme, dass die Urniere der Anamnia nur einem Abschnitte der Amnioten-Niere entspricht. Die letztere wäre dann ein nur bezüglich der zeitlichen Erscheinung von der Urniere verschiedenes Organ, welches durch Ausbildung in einer späteren, andere Bedingungen bietenden Periode, etwas andere formelle Zustände erreicht.

Fig. 272.



Wie die Urniere das allgemein vererbte Organ ist, so ist dann die bleibende Niere ein durch Anpassung eigenthümlich differenzirter Abschnitt derselben.

Für den feineren Bau der Niere stellt sich das Wesentliche des für die Urnieren angegebenen Verhaltens heraus. In der Anordnung der Harncanälchen, sowie der Gestaltung einzelner Abschnitte und deren Beziehungen zu den Ausführwegen ergeben sich mannichfache Verschiedenheiten der einzelnen Abtheilungen.

In Lage und Ausdehnung bieten die Nieren der **Reptilien** und **Vögel** manche an die Fische sich anschliessende Verhältnisse dar. Sie liegen weit nach hinten, der Cloake benachbart, nur bei den Schlangen weiter davon entfernt, und zugleich mehr in die Länge gestreckt. Durch die Bildung von Windungen oder Lappen bietet ihre Form grössere Mannichfaltigkeit. Bei den Vögeln sind sie in die Vertiefungen zwischen den Querfortsätzen der Sacralwirbel eingebettet, und zerfallen meist in drei zuweilen mit einander verbundene

Fig. 272. Niere von **Python bivitattus**. *A* von der Vorderfläche. *B* von der Hinterfläche. *u* Ureter. *va* Vena renalis advehens. *ve* Vena renalis revehens.

Lappen, die je einen verschiedenen Umfang erreichen können. Die Ureteren (Fig. 272. *u*) sind meist am Innenrande der Nieren gelagert, von Stelle zu Stelle grössere Harncanäle aufnehmend (Schlangen, Schildkröten), oder sie werden vom Nierenparenchym umschlossen, um meist erst am Ende des Organs hervorzutreten (Saurier, Crocodile). Bei den Vögeln verlaufen sie zum grossen Theile ausserhalb der Niere. Bei Allen münden sie in Folge der oben erwähnten Trennung vom Urnierengange gesondert in die Cloake aus, oder in einen auch die Geschlechtswege aufnehmenden Sinus urogenitalis.

§ 380.

Die Nieren der **Säugethiere** bieten dieselbe Anlage wie die der Reptilien und Vögel, allein nach der Sonderung der Anlage vom Urnierengange ergeben sich mancherlei Lageveränderungen besonders für die Ureteren in ihren Beziehungen zu den Ausführwegen der Geschlechtsapparate.

Die am blinden Ende des Nierencanals entstehenden Nieren treten nach ihrer Differenzirung hinter die Urnieren, die sie allmählich an ihrem vorderen Rande überragen. Sie scheinen anfänglich eine glatte Oberfläche zu besitzen, welche mit der Sonderung des drüsigen Parenchyms in einzelne Lappen uneben wird. In jedem Lappen treten die Harncanälchen auf einem papillenartigen Vorsprunge zusammen, an welchen sich der gemeinsame Ausführgang des Lappens anschliesst. Er bildet die Nierenkelche, deren Vereinigung als Nierenbecken bezeichnet wird und den Ureter hervorgehen lässt. Die Zahl der bestehenden Lappen ist beträchtlich verschieden. Sehr zahlreich (gegen 200) sind sie bei den Cetaceen, wo sie von einander gesondert bleiben. Eine geringere Zahl gesonderter Lappen besitzen die Pinnipedier, ebenso manche Carnivoren (Ursus, Lutra), indess bei Andern eine theilweise Verschmelzung der Lappen stattfindet, wodurch die Nieren eine höckerige Oberfläche erhalten (z. B. Hyaena, Bos, Elephas). Dies ist für Andere ein gleichfalls vorübergehender Zustand, und mit völliger Verschmelzung der Corticalsubstanz der Lappen empfängt die Niere eine glatte Oberfläche, an der wohl noch einzelne Furchen die ursprüngliche Trennung in Lappen andeuten. Im Innern der Niere dagegen erhält sich die Trennung mehr oder minder vollständig, und man findet die Zahl der ursprünglichen Lappen in den verschiedengradig verschmolzenen Papillen ausgedrückt (z. B. beim Menschen). Die Verschmelzung kann aber auch einen grossen Theil, oder sämmtliche Lappen betreffen, so dass eine viel geringere Zahl von Nierenpapillen besteht, die sogar in eine einzige zusammentreten können (Marsupialien, Edentaten, Nagethiere, manche Carnivoren).

Die aus dem Nierencanale gebildeten Ureteren senken sich nach ihrer Trennung vom Urnierengange anfänglich in den in der Bauchhöhle

des Embryo verlaufenden, mit der primitiven Beckendarmhöhle verbundenen Abschnitt der Allantois ein (Urachus). Dieser bildet sich allmählich in ein spindelförmig erweitertes Organ um, die Harnblase, während die Fortsetzung des Urachus zum Nabel und von da in den Nabelstrang obliterirt. Ersterer Abschnitt bildet das Ligamentum vesico-umbilicale medium. Die ursprünglich spindelförmige Gestalt der Harnblase erhält sich bei manchen Säugethieren (Robben), während sie bei anderen allmählich bedeutendere Modificationen erleidet, welche mit Differenzen in den Einmündungsverhältnissen der Ureteren verbunden sind. So öffnen sich die Ureteren bei vielen Nagern weit oben an der hinteren Blasenwand. Auch in der Lagerung treten Modificationen ein, denn während die Harnblase anfänglich sich durch einen Theil der Bauchhöhle erstreckt, rückt sie mit der Ausbildung der aus letzterer sich fortsetzenden Beckenhöhle in diese hinab.

Das fernere Verhalten der Ausführwege ist mit dem Geschlechtsapparate gemein und wird bei diesem Erwähnung finden.

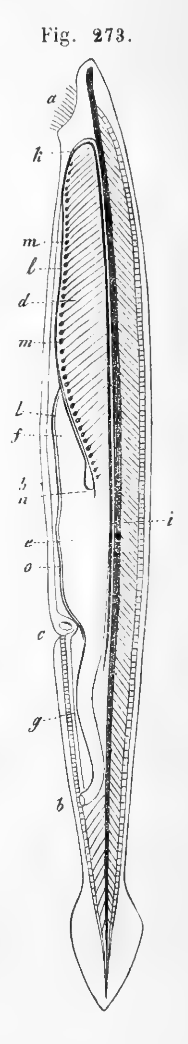
Darmcanal.

§ 381.

Der Darmcanal der Wirbelthiere bildet ein unterhalb des Axenskeletes verlaufendes Rohr, welches bei der ersten Anlage des embryonalen Körpers vom inneren Keimblatte (dem Darmdrüsenblatte (Remak's) und einem inneren Abschnitte (Darmfaserblatt R.) des mittleren Keimblattes dargestellt wird. Jene Sonderung des mittleren Keimblattes lässt zugleich die allgemeine Leibeshöhle (Cölom, Pleuroperitonealhöhle) entstehen, in welcher das primitive Darmrohr verläuft. Anfänglich, wenigstens bei den höheren Wirbelthieren, geschlossen, bilden sich erst secundär, am vorderen und hinteren Ende Communicationen nach aussen, indem zuerst von aussen her Einbuchtungen nach innen wachsen, in deren Grunde schliesslich Durchbrechungen stattfinden, welche die Mund- und die Afteröffnung bilden. Aus dem die Auskleidung des primitiven Darmrohrs vorstellenden epithelialen Darmdrüsenblatte entsteht bei den Wirbelthieren eine ansehnliche Reihe von Organen, welche theils auf die Function der Ernährung Bezug haben, und dann mittelbar oder unmittelbar mit dem Darme verbunden bleiben, theils aber auch andere Beziehungen besitzen, und dann mehr oder minder vom Tractus intestinalis sich sondern. Am primitiven Darmrohr erscheinen zwei Hauptabschnitte sehr frühzeitig sowohl morphologisch als physiologisch von einander gesondert. Der vorderste Abschnitt steht unmittelbar mit der Leibeswand im Zusammenhang, und fungirt von den Visceralspalten durchsetzt als Athmungsorgan, indem an den zwischen den Spalten liegenden, Blutgefässe führenden Bogen respiratorische Apparate zu Stande kommen. Dieser Abschnitt gehört so-

mit nicht ausschliesslich den Verdauungsorganen an, wenn er auch zur Einführung von Nahrung verwendet wird. Er stellt eine Athemhöhle vor, von deren Grunde erst der zweite Abschnitt als Nahrungscanal im engeren Sinne beginnt durch die Pleuroperitonealhöhle von der Leibeswand gesondert. Diese beiden Abschnitte des Darmrohrs haben die Wirbelthiere mit den Tunicaten gemein. Bei den Acrania umfasst die respiratorische Vorkammer des Darmrohrs einen sehr ansehnlichen Abschnitt, der ähnlich wie bei den Ascidien einen grossen Theil des Körpers vorstellt. Bei den Cranioten empfängt dieser Raum eine allmähliche Beschränkung, und wenn er auch bei Fischen und Amphibien dieselbe respiratorische Bedeutung behält, so treten doch an ihm mancherlei zu anderen Leistungen führende Differenzirungen auf, welche ihm eine gewisse Selbständigkeit aufprägen.

Fig. 273.



Respiratorische Vorkammer (Kopfdarm).

§ 382.

Dieser Abschnitt erscheint bei Amphioxus in seinem vordersten Theile gegen den die Mundöffnung tragenden Raum durch einen Wimperapparat abgegrenzt und ebenda erscheint eine Anzahl beweglicher Fortsätze, welche gegen das Lumen gerichtet werden und dadurch das Eindringen von Fremdkörpern verhindern können. Der nahezu zwei Fünftheile der Gesammtlänge einnehmende Raum dieser Vorkammer (Fig. 273. *d*) ist an seinen Wandungen von einer grossen Anzahl schräg stehender Spalten durchbrochen, wodurch ein complicirtes Gitterwerk entsteht, dessen Stützen bereits oben (S. 482) erwähnt sind. Das durch die Mundöffnung (*a*) eingenommene Wasser gelangt durch die Spalten anfänglich direct nach aussen. Da aber zwei seitliche Hautfalten allmählich über die spaltentragende Fläche ventralwärts sich fortsetzen und dort sich unter einander verbinden, so entsteht ein das aus den Spalten strömende Wasser aufnehmender Raum von dem eine

Fig. 273. Amphioxus lanceolatus $2^1/_2$ mal vergrössert. *a* Mundöffnung von Cirren umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Abdominalporus. *d* Kiemensack. *e* Magenartiger Abschnitt des Darms. *f* Blinddarm. *g* Enddarm. *h* Leibeshöhle. *i* Chorda dorsalis, unter welcher fast in der ganzen Länge die Aorta verläuft. *k* Aortenbogen. *l* Aortenherz. *m* Anschwellungen der Kiemenarterien. *n* Hohlvenenherz. *o* Pfortaderherz. (Nach QUATREFAGES.)

weit hinten gelegene Oeffnung (Fig. 273. *c*) nach aussen leitet. Da in den Wandungen der Spalten ein Gefässnetz sich verbreitet, besorgt das da vorbeiströmende Wasser die Athmung, die Spalten fungiren als Kiemenspalten, und die gesammte mit diesen besetzte Cavität stellt eine Kiemenhöhle vor.

Zu diesem Verhalten kommen noch manche andere Verschiedenheiten, z. B. die asymmetrische Anordnung des Kiemengitters, woraus eine bedeutende Verschiedenheit des ganzen Apparates von dem der Cranioten entspringt. Vielmehr bietet die gesammte Einrichtung in vielen Stücken Aehnlichkeiten mit dem Athemsacke der Ascidien dar.

Kiemen.

§ 383.

Bei den Cranioten ist allgemein eine bedeutende Minderung der Zahl der Kiemenspalten und dem entsprechend auch der Bogen des Visceralskeletes zu beachten, die als Rückbildung einer ursprünglich ähnlich wie bei Amphioxus grösseren Zahl dieser Gebilde aufgefasst, in der Ausbildung der das respiratorische Gefässnetz tragenden Flächen eine Compensation ergibt. Diese Ausbildung erscheint mit der Entfaltung von Kiemen, wodurch die bei den Acrania auf zahlreiche Bogengebilde vertheilten Blutgefässe auf kleinere Strecken beschränkt, und damit auf eine geringere Zahl jener Bogen geordnet sind. Der wesentliche Charakter der Kiemenbildung liegt auch hier in einer gegen das zu respirirende Medium gerichteten Oberflächenvergrösserung, die entweder durch Blättchen oder durch cylindrische Fortsätze geschieht. Solche das reicher entfaltete respiratorische Blutgefässnetz umschliessende Theile besetzen in mannichfaltiger Ausbildung die Bogen des Visceralskeletes, die dadurch Kiemenbogen vorstellen.

In einem eigenthümlichen an den Befund von Amphioxus wenig sich anschliessenden Verhalten treten uns die bezüglichen Organe der Cyclostomen entgegen, bei denen schon der Mangel eines inneren Visceralskeletes eine Besonderheit der Einrichtung bedingt. Die anfänglich gleichfalls einfache Spalten darstellenden Durchbrechungen der Leibeswand differenziren sich in längere Röhren, deren mittlerer Theil unter Erweiterung seines Raumes den Kiemensack (Fig. 274. *br*) bildet. Von der Wand der Kiemensäcke erheben sich die Kiemenblättchen als Falten, in denen das respiratorische Gefässnetz sich ausbreitet. Jeder Kiemensack steht durch einen »inneren Kiemengang« mit dem Anfangsstücke des Darmrohrs in Verbindung. Nach aussen leitet ein äusserer Kiemengang (*br'*). In dem Verhalten dieser beiden von jedem Kiemensacke entspringenden Canäle bestehen manche Verschiedenheiten. Der innere Kiemengang mündet entweder für sich am

Darmrohre nach innen (Bdellostoma, Myxine) (Fig. 274), oder alle vereinigen sich in ein unter dem Darm verlaufendes medianes Athmungsrohr, welches, vorne mit dem Darmrohr verbunden, den einzelnen Kiemensäcken Wasser zuführt (Petromyzon). Die äusseren Kiemengänge kommen entweder einzeln an der Seite des Körpers zur Ausmündung (Bdellostoma, Petromyzon), oder die sämmtlichen Gänge einer Seite vereinigen sich in einen hinter dem Kiemenapparate liegenden Porus branchialis (Fig. 274. *s*), wobei linkerseits noch ein besonderer aus der Speiseröhre kommender Canal (Ductus oesophago-cutaneus) (*c*) hinzutritt (Myxine), Diese verschiedenen Formen lassen sich aufeinander zurückführen und sowohl für das Verhalten der inneren als auch der äusseren Kiemengänge ist jener Zustand als der ursprüngliche zu erachten, welcher die directere Verbindung des Darmes mit der Körperoberfläche vermittelt. Dagegen ist die Bildung der Athmungsrohrs, als auch die Vereinigung der äusseren Kiemengänge das Ergebniss einer späteren Differenzirung.

Fig. 274.

§ 384.

Bei den Fischen stehen die Kiementaschen in engerer Beziehung zum Visceralskelet. Die hier auftretenden Erscheinungen berechtigen zum Schlusse, dass ursprünglich jeder Bogen des Visceralskelets Kiemen trug. Der obere Theil des ersten Visceralbogens (Kieferbogen) ist hiervon nicht ausgenommen, wie aus der grossen Verbreitung einer Kieme an der bei vielen Selachiern vorhandenen, zwischen dem ersten und zweiten Bogen (Kieferbogen und Zungenbeinbogen) gelegenen Oeffnung, dem sogenannten S p r i t z l o c h, hervorgeht (Fig. 259. *s*). Auf den eine rückgebildete Kiementasche darstellenden zum Spritzloch führenden Canal folgen die eigentlichen Kiementaschen, deren in der Regel fünf existiren, nur selten sechs bis sieben (Notidaniden). Die Wand der ersten Kiementasche wird vorn vom Zungenbeinbogen, hinten vom ersten, d. h. dem dritten primitiven Kiemenbogen dargestellt, und so verhalten sich ähnlich die übrigen Taschen. Bei allen erstreckt sich ein von dem inneren

Fig. 274. Athmungsorgan von M y x i n e g l u t i n o s a von der Banchseite. *o* Oesophagus. *i* Innere Kiemengänge. *br* Kiemensäcke. *br'* Aeussere Kiemengänge, die sich zu einem gemeinschaftlichen bei *s* ausmündenden Kiemengange jederseits vereinigen. *c* Ductus oesophago-cutaneus. *a* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *a.b* Kiemenarterie, an jede Kieme einen Ast abgebend. *d* Seitenwand des Leibes nach aussen und rückwärts umgeschlagen. (Nach Joh. Müller.)

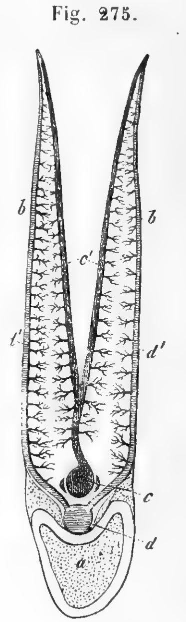
Visceralskelet ausgehendes Septum nach aussen und dient als Hinterwand einer vorhergehenden, als Vorderwand einer nachfolgenden Tasche. Wie die Taschen mit spaltförmigen, von den knorpeligen Kiemenbogen begrenzten Oeffnungen mit der Rachenhöhle communiciren, so münden sie andererseits mit ebenso vielen Spalten an der Seite des Körpers, bei den Rochen auf der ventralen Fläche aus. An den Wandungen der von den knorpeligen Kiemenstrahlen gestützten Kiementaschen, liegen die Reihen der Kiemenblättchen, von denen im embryonalen Zustande fadenförmige Verlängerungen, als äussere Kiemen, nach aussen hervortreten. Solche fehlen auch dem Spritzloch nicht. An der letzten Kiementasche ist nur die vordere Wand mit einer Kieme versehen.

Aus diesem Verhalten sind die Kiemeneinrichtungen der Ganoïden, und von diesen jene der Teleostier abzuleiten. Die Spritzlochkieme, die bei den Selachiern im ausgebildeten Zustande des Thiers nicht mehr respiratorisch fungirt, da sie arterielles Blut empfängt und solches wieder abgibt, erleidet zunächst die bedeutendsten Rückbildungen. Bei einigen ein Spritzloch besitzenden Ganoïden (z. B. Acipenser) ist die Kieme, obgleich häufig noch vorhanden, niemals ein respiratorisches Organ, sie wird zur Pseudobranchie deren Polypterus und Amia entbehren Den Knochenfischen scheint sie zu fehlen, oder hat alle Aehnlichkeit mit einer Kieme verloren.

Die am Zungenbeinbogen angebrachte vordere Kiemenblättchenreihe der Selachier kommt unter den Ganoïden als respiratorisch fungirende Kiemendeckelkieme gleichfalls noch vor (Acipenser, Lepidosteus). Ebenso besteht sie während der embryonalen Stadien der Teleostier, allein hier nur in vergänglicher Weise, denn sie erleidet nach Verlust ihrer respiratorischen Bedeutung Rückbildungen. Bald besteht sie nur aus einer am oberen Abschnitte des Kiemendeckels befestigten kurzen Kiemenblättchenreihe, bald ist sie näher an die Schädelbasis gerückt. Häufig besitzt sie keine vorspringenden Blättchen, sondern liegt ganz unter der Schleimhaut verborgen. Auch in diesem Zustande können noch knorpelige Stäbchen als Rudimente früherer Bildung in ihr vorkommen. Bei noch weiterer Rückbildung (z. B. bei Esox) erscheint sie als ein drüsenartiges aus einzelnen Läppchen zusammengesetztes Gebilde, das aber durch seine Lagerung sowie durch sein Verhalten zu den Blutgefässen mit den minder rückgebildeten Formen der Opercularkieme übereinstimmt.

Bezüglich der übrigen Kiemenblattreihen ist bei Ganoïden und Teleostiern nicht minder eine Veränderung eingetreten. Mit dem gänzlichen Verluste des äusseren Kiemenskeletes ist das bei den Selachiern von jedem inneren Kiemenbogen entspringende Septum geschwunden oder auf einen schmalen Saum reducirt. Letzteres ist bei den Stören, ähnlich auch bei den Chimären der Fall. Dadurch kommen die Reihen der Kiemenblättchen in unmittelbare Beziehung zu den betreffenden

Kiemenbogen und werden sich demnach in zwei Reihen (Fig. 275. *b b*) an allen jenen Bogen angeordnet vorfinden, welche zwischen je zwei Kiementaschen verliefen. Die vordere Kiemenblättchenreihe am Kiemenbogen eines Teleostiers oder Ganoïden entspricht somit der Kieme an der hintern Wand der Kiementasche eines Selachiers, und die hintere Blättchenreihe einer Teleostierkieme der vorderen Kieme in der Kiementasche eines Selachiers.



Die Beziehung der auf den Kiemenbogen sitzenden Kiemenblattreihe der Knochenfische zu den in den Taschen geborgenen Kiemen der Selachier lassen sich in folgendem Schema ausdrücken, wobei *b* die indifferenten Zustände der Kiemenblattreihen, *B* ihre in den einzelnen Abtheilungen differenzirte Anordnung ausdrücken soll. β bedeutet eine in eine Nebenkieme umgewandelte Kiemenblättchenreihe.

Selachier:	β	B^1		B^2		B^3		B^4		B^5
Ganoïden (Stör, Lepidosteus)	β	*b*	*b*	*b*	*b*	*b*	*b*	*b*	*b*	*b*
u. Teleostier:	—	β'	B^1		B^2		B^3		B^4	

Durch die Rückbildung der Kiementaschen-Septa, wird der gesammte Kiemenapparat compendiöser, besitzt daher nicht mehr die Ausdehnung auf den Anfang der Rumpfregion, die er bei Selachiern aufwies, sondern lagert ausschliesslich an der Schädelbasis. Während aber jedes vorspringende Septum für die nächstfolgende Kiementasche ein Schutzorgan bildete, wird bei Chimären, Ganoïden und Teleostiern ein solches von einem einzigen Visceralbogen, nämlich vom Zungenbeinbogen geliefert, indem dessen Integument nach hinten zu auswachsend die sämmtlichen Kiemen bedeckt und bei Ganoïden wie Teleostiern in den Opercularapparat und die Membrana branchiostega mit ihren verschiedenen Stützorganen sich ausbildet (§ 313. 325).

§ 385.

Gewöhnlich sind vier Kiemenbogen mit Kiemenblättchen besetzt. Doch bieten sich hiervon mancherlei Ausnahmen, indem der vierte Bogen nur eine einzige Reihe von Blättchen trägt, oder indem auch nur drei Blättchen tragende Bogen vorkommen. Daran reihen sich bedeutende Reductionen, da mit dem Schwinden der Blättchen am vierten

Fig. 275. Darstellung der Gefässvertheilung in den Kiemenblättchen. *a* Querdurchschnitt des knöchernen Kiemenbogens. *b b* Zwei Kiemenblättchen. *c* Kiemenarterie. *c'* Aestchen der Kiemenarterie in den Blättchen. *d* Kiemenvene. *d'd'* Aestchen der Kiemenvene in den Kiemenblättchen. (Nach Cuvier.)

sowie der hinteren Blättchenreihe am dritten Bogen die vierte Kiemenspalte sich schliesst. In dem Verhalten der Blättchen sowohl hinsichtlich ihrer Zahl, Grösse und Gestalt sind gleichfalls viele Wandlungen wahrzunehmen, von welchen die Umbildung in zottenförmige Fortsätze bei den Lophobranchiern hervorgehoben werden mag. Eine Umbildung der Kiemenbogen erscheint in einzelnen Abtheilungen der Teleostier aus einer Anpassung ableitbar, welche auf das Zurückhalten von Wasser im Kiemenapparate abzuzielen scheint. Hieher gehören die Organe der Labyrinthobranchia; Modificationen einzelner Kiemenbogen oder Kiemenbogenglieder bilden gewundene lamellenartige Vorsprünge, durch welche ein über den Kiemen gelegener Abschnitt hergestellt wird (Anabas, Polyacanthus). Ein anderer Apparat kommt bei Clupeïden vor, und besteht aus einem spiralig gewundenen, als Ausstülpung der oberen Rachenschleimhaut erscheinenden Schlauche (Kiemenschnecke), der meist mit dem oberen Gliedstücke des vierten Kiemenbogens zusammenhängt, und in seinen Wandungen Fortsätze dieser Skelettheile enthält. Diese Kiemenschnecke ist sehr entwickelt bei Heterotis, Lutodeira, Meletta u. a. Ferner gehören hierher dendritisch verzweigte Fortsätze von Kiemenbogen, die in besonderen Verlängerungen der Kiemenhöhle geborgen noch ein respiratorisches Gefässnetz tragen (Heterobranchus, Clarias).

Gleichfalls mit der respiratorischen Bedeutung der zu den Kiemen führenden Vorkammer des Tractus intestinalis stehen Ausbuchtungen dieses Raumes in Zusammenhang. So erstreckt sich bei Saccobranchus jederseits ein langer Schlauch von der Kiemenhöhle bis in die Seitenrumpfmuskeln, und bei Amphipnous geht jederseits hinter dem Kopfe ein solcher Sack hervor, dessen Eingangsöffnung im oberen seitlichen Theile des Rachens über der ersten Kiemenspalte liegt. Beide Bildungen enthalten respiratorische Gefässnetze.

§ 386.

Aeussere Kiemen, unter den Fischen allgemein nur bei Selachiern während eines Embryonalstadiums verbreitet, bei Polypterus gleichfalls auf einen Jugendzustand beschränkt, und wie bei Protopterus nur einem einzigen Bogen zugetheilt, treffen sich erst wieder bei den Amphibien, bei denen sie wie bei den Selachiern als Vorläufer innerer Kiemen auftreten. Sie erscheinen als zwei bis drei Paare verästelter Blättchen und Fäden, welche von ebenso vielen Kiemenbogen entspringen. Bei den Perennibranchiaten bleibt dieser Apparat in Function, und durch die Kiemenspalten besteht eine beständige Communication der Mundhöhle mit dem umgebenden Wasser. Bei den übrigen Amphibien gehen diese äusseren Kiemen verloren, um bei den ungeschwänzten Amphibien, denen sie nur während einer kurzen Periode zukommen, einer Entfaltung kürzerer Kiemenblättchen, in Gestalt innerer

auf vier Bogen des Visceralskelets aufgereihter Kiemen, Platz zu machen. Bei diesen entwickelt sich zugleich eine von vorn nach hinten wachsende Membran, welche die Kiemen bedeckend äusserlich nur eine einzige Oeffnung bestehen lässt. Durch ferneres Auswachsen dieser Membran kommen die beiderseitigen Oeffnungen näher aneinander, um zu einer einzigen ventral zusammen zu treten. Mit der Beendigung des Larvenstadiums trifft die inneren wie die äusseren Kiemen der Derotremen und Salamander eine Rückbildung, und die Kiemenspalten schliessen sich. Nur bei den Derotremen bleibt jederseits eine Spalte übrig, während bei den Salamandrinen und Anuren jede Spur des ursprünglich vorhandenen Kiemenapparates zu Grunde geht.

Kiemenspalten der Anamnia. — Gaumen der Amnioten.

§ 387.

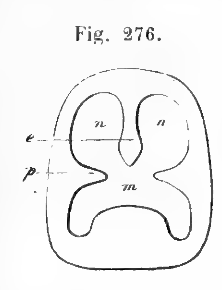
Der bei den Anamnia als respiratorische Vorkammer fungirende Raum verliert bei den Amnioten einen Theil seiner functionellen Bedeutung, indem keinerlei Kiemenbildungen mehr zur Entfaltung kommen. Als eine von kiemenbesitzenden Stammältern ererbte Einrichtung erhalten sich jedoch auch in dieser Abtheilung die Schlundwand durchsetzende Spalten in gewissen Embryonalperioden. Das Auftreten dieser wie es scheint auf die Vierzahl beschränkten Kiemen oder Visceralspalten erfolgt von vorne nach hinten, doch so, dass mit der Erscheinung der letzten an den vorderen meist schon Veränderungen eingetreten sind. Allmählich erleiden sämmtliche eine Rückbildung, und verschwinden gänzlich, bis auf die erste, welche in Theile des mittleren und äusseren Ohres sich umgestaltet (vergl. oben §. 376).

Indem schon mit der Rückbildung der embryonalen Kiemenspalten die Verbindung mit den Anamnia sich lockert, tritt durch eine Differenzirung der primitiven Mundhöhle eine neue Eigenthümlichkeit auf. Sie führt zur Bildung der secundären Nasenhöhle und der secundären Mundhöhle. Der dahinter gelegene, nicht in diesen Vorgang mit eingezogene Rest der primitiven Mundhöhle stellt den Pharynx vor. Das bei den Amphibien breite, beide Nasenhöhlen trennende Ethmoïdalknorpelstück wächst bei den Amnioten zu einer dünnen senkrechten Lamelle aus (Fig. 276. *e*), welche die Nasenscheidewand bildet. Zum Theile bleibt diese knorpelig, zum Theile gehen knöcherne Gebilde an und aus ihr hervor, deren oben beim Kopfskelete bereits gedacht ward.

Eine zweite Veränderung bildet sich durch das Auswachsen horizontaler Leisten oder Fortsätze, die sowohl von dem Oberkieferfortsatze des ersten Visceralbogens wie auch vom unteren Ende des Stirnfortsatzes ausgehen (Fig. 276. *p*) und allmählich eine, die primitive Mundhöhle in zwei Etagen theilende Platte entstehen lassen. Diese bildet

für den oberen Raum, die Nasenhöhle (n), den Boden, für den unteren (m) das Dach. In letzterer Beziehung wird sie als Gaumen bezeichnet. Indem die erwähnte Nasenscheidewand diese Gaumenplatten erreicht, sondert sie zwei Nasenhöhlen von einander, und in jede mündet nunmehr der Nasencanal aus, während sie bereits von früher her eine mit der äusseren Oeffnung des Nasencanals zusammenfallende äussere Oeffnung besassen. Die durch die Gaumenplatte von der Mundhöhle, durch die senkrechte Nasenscheidewand von einander getrennten hinteren Oeffnungen der Nasenhöhlen werden als Choanae bezeichnet. Sie münden in den Pharynx ein. Durch diesen Vorgang gelangt das Riechorgan in einen Raum, der ursprünglich zum grössten Theile der primitiven Mundhöhle zugehörte.

Fig. 276.



Die Entwickelung der Gaumenplatten repräsentirt sehr verschiedene Stadien. Bei Schlangen, Sauriern und Vögeln ist dieser Scheidungsvorgang minder vollständig, die Choanen erscheinen als eine Längsspalte, indem die Gaumenfortsätze nur vorne einander erreichen, nach hinten zu aber von einander getrennt bleiben. Zuweilen sind die Choanen bei Vögeln getrennt und dann bedeutend schmal. Bei den Crocodilen dagegen sind sie am weitesten nach hinten gerückt, weiter sogar als bei den Säugethieren, wo sie aber ebenso nicht mehr in die secundäre Mundhöhle sich öffnen, sondern in den oben bereits als Pharynx bezeichneten Raum, welcher schon durch die gleichfalls in ihn einmündenden, jederseits aus der ersten Visceralspalte hervorgegangenen Tubae Eustachii als ein der ursprünglich respiratorischen Vorkammer angehöriger Abschnitt sich kundgibt.

Den Gaumen stützen bei Reptilien und Vögeln Skeletgebilde, bei den Säugethieren (s. oben) wird er zum Theil durch Weichtheile vorgestellt, welch' letztere den weichen Gaumen bilden im Gegensatz zu dem feste Grundlagen besitzenden harten.

Nasenhöhle.

§ 388.

Während die Nasenhöhlen schon durch den vom Gaumen besorgten Abschluss von der Mundhöhle an Länge gewinnen, trägt hiezu noch die Ausdehnung des Gesichtstheiles des Kopfes nicht wenig bei, und sie werden, dadurch in die Länge wie in die Höhe sich entfaltend, zu bedeutenden Räumen. Nur an ihrem oberen und hinteren Abschnitte

Fig. 276. Schematische Darstellung der Sonderung der primitiven Mundhöhle in Nasenhöhle n, n, und secundäre Mundhöhle m. p Gaumenplatten. c Nasenscheidewand.

findet die Ausbreitung und Endigung des Olfactorius statt, während der untere und vordere vorwiegend als Luftweg dient, und damit zu den Athmungsorganen Beziehungen empfängt. Man unterscheidet demgemäss die Innenfläche der Nasenhöhle in eine Regio olfactoria und eine Regio respiratoria. Die nicht mehr ausschliesslich von der Schleimhaut gebildete Oberflächenvergrösserung des Binnenraums nimmt mannichfache Gestaltungen an. Immer betheiligt sich daran die vom Primordialcranium gebildete laterale Wand der Nasenhöhle, deren gefaltete und gewundene Vorsprünge die Nasenschleimhaut überzieht. Diese lamellenartigen frei geendigten Vorsprünge bezeichnet man als Muscheln (Conchae).

Den Reptilien kommt in jeder Nasenhöhle nur eine einzige Muschel zu, die von einem mit der äusseren Nasenöffnung beginnenden Vorhofe aus meist in horizontaler Lagerung nach hinten zieht, und bei den Schildkröten wenig, am meisten bei den Crocodilen entfaltet ist. Diese Muschel findet sich ebenso bei den Vögeln, wo sie in grosser Mannichfaltigkeit auftritt. Bald ist sie einfach (Tauben), bald durch Einrollung complicirter (Raubvögel), oder sie kann auch in mehrfache Lamellen sich spalten (Strauss). Vor und unterhalb dieser Muschel kommt ein muschelartiges Gebilde vor, welches immer mit der Nasenscheidewand im Zusammenhang, schon dadurch von den stets lateral entspringenden Muschelbildungen sich unterscheidet. Diese Pseudoconcha scheidet den Vorhof der Nase vom innern Nasenraume, und ist nicht selten schon an der äussern Nasenöffnung mit ihrem Vorderrande sichtbar.

Eine andere Vorsprungsbildung liegt über der Muschel, und nimmt in der Regel das obere blinde Ende der Nasenhöhle ein. Es wird durch einen höckerförmigen bald rundlichen, bald eingebogenen Vorsprung der knorpeligen Seitenwand der Nasenhöhle vorgestellt, der durch einen in der Orbita liegenden luftführenden Sinus gebildet wird. Auf diesem den Tauben fehlenden Vorsprunge endet ein Theil des Olfactorius, ein anderer am entsprechenden Abschnitte der Nasenscheidewand. Bei den Säugethieren werden drei Muscheln unterschieden. Die beiden oberen gehören zu dem das Siebbein bildenden Abschnitte, die untere der einzigen Muschel der Reptilien und Vögel entsprechende bleibt in der Regel ein selbständiger Knochen, der zahlreiche Verschiedenheiten bietet, indem er bald in mehrfache in verschiedenen Richtungen eingerollte Lamellen sich spaltet, bald an diesen Lamellen wieder mehrfache Verzweigungen besitzt, z. B. bei Carnivoren (am complicirtesten bei Lutra und Phoca). Am wenigsten entwickelt sind diese Muscheln bei manchen Beutelthieren (Macropus, Phascolomys), dann bei den Affen (am einfachsten bei den Platyrhinen) und beim Menschen, wo wir also Rückbildungen vor uns haben. Durch die von den Muscheln gebildeten Vorsprünge wird der Raum der Nasenhöhle in mehrere Abschnitte, die Nasengänge, zerlegt. Die Regio olfactoria gehört der oberen Muschel und dem oberen Theile

des Septums an. Eine Rückbildung der Nasenhöhle unter Verlust ihrer olfactorischen Bedeutung hat bei den Walthieren stattgefunden. Die auf der oberen Schädelfläche befindliche äussere Oeffnung führt in einen senkrecht absteigenden durch die Nasenscheidewand getheilten Canal, der durch einen Schliessmuskel von der Rachenhöhle abgeschlossen werden kann und von Muschelbildungen keine Spur aufweist.

§ 389.

Der Nasenhöhle gehören accessorische Apparate an. Solche sind:

1) Nebenhöhlen der Nase. Diese entstehen durch Auswachsen der Nasenschleimhaut in Theile der festen Wandung. Sie treten zuerst bei den Crocodilen auf, wo sich ausser den einzelnen Knochen, auch im Knorpel der seitlichen Nasenhöhlenwand eine mit der Nasenhöhle communicirende Hohlraumbildung vorfindet. Bei den Vögeln sind Verbindungen der Nasenhöhle mit Räumen benachbarter Knochen sehr allgemein verbreitet. Ein im vorderen Orbitalraum gelegener Sinus communicirt mit dem Grunde der Nasenhöhle und führt zugleich in den Hohlraum, welcher die über der Muschel gelegene Ausbuchtung gegen die Nasenhöhle bildet. Bei den Säugethieren communicirt die Nasenhöhle mit einer Anzahl in verschiedenen Knochen des Schädels liegender Höhlen, von denen vorzüglich die Sinus frontales hervorzuheben sind. Es sind im Stirnbein liegende, bald einfache, bald in kleinere Abschnitte getrennte Cavitäten, die bei Wiederkäuern mächtiger entwickelt sind. Andere Communicationen finden mit der Höhle des Keilbeins statt, sehr entwickelt z. B. beim Elephanten, wo die Hohlräume sich sogar durch Scheitel- und Schläfenbeine bis in die Condylen des Occipitale erstrecken, und endlich bestehen auch Verbindungen zwischen der Nasenhöhle und dem Oberkiefer, den Sinus maxillaris bildend, der bei Beutelthieren und Wiederkäuern, sehr beträchtlich bei Einhufern entfaltet ist. Bei Primaten minder umfangreich, fehlen sie den meisten Carnivoren, den Edentaten und Nagern.

2) Drüsen. Ausser den der Nasenschleimhaut im Allgemeinen zukommenden drüsigen Gebilden, stehen noch grössere Drüsen mit der Nasenhöhle im Zusammenhang, und werden als entwickeltere Schleimhautgebilde gelten müssen, die bei Volumszunahme auch ausserhalb der Nasenhöhle Platz nehmen. Solche Nasendrüsen finden sich bei den Schlangen, auch bei manchen Sauriern und den Crocodilen, bei den ersteren äusserlich dem Oberkiefer anliegend, bei den letzteren in eine Höhle des Oberkiefers eingeschlossen. Eine äussere Nasendrüse, bald auf den Stirnbeinen, bald auf den Nasenbeinen gelegen, findet sich auch bei Vögeln.

3) Jacobson'sches Organ. Dies ist ein am Boden der Nasenhöhle meist im Anschluss an das Septum nasale liegender, am Gaumen mit der Mundhöhle communicirender, aber gegen die Nasen-

höhle abgeschlossener Canal, dessen Wandung an einem mannichfach gestalteten Vorsprunge die Endigungen einiger Olfactoriuszweige trägt, die am Septum herablaufen. Bei Schlangen und Eidechsen wird der Canal theilweise vom Vomer umschlossen, und bei den Säugethieren sind diese Organe mehr in die Länge gestreckt und setzen sich als Stenson'sche Gänge durch die Canales incisivi zur Gaumenfläche fort, vorzüglich bei Wiederkäuern und Nagern ausgebildet.

4) Aeussere Schutzorgane. Solche die Eingänge in die Nasenhöhle theilweise überragende Gebilde werden bald vom Integumente geliefert, bald trägt eine Fortsetzung der dem Primordialcranium zugehörigen knorpeligen Wandung der Nasenhöhle dazu bei, letzteres ist an der äussern Nase der Säugethiere der Fall, wo einzelne Knorpeltheile eine grössere Selbständigkeit erlangen, und durch einen Muskelapparat beweglich sind.

Mundhöhle.

§ 390.

Mit der durch die Gaumenbildung eingeleiteten Scheidung der primitiven Vorkammer des Darmrohres in die Nasenhöhle und die Mundhöhle, wird eine Anzahl der schon der primitiven Einrichtung zukommenden Organe der Mundhöhle zugetheilt, indess andere als erst nach der Scheidung gebildete erscheinen. Zu den ersteren gehören die Zahnbildungen, die Zunge und mancherlei Drüsenorgane. Als neu entstandenes Gebilde erscheint der weiche Gaumen oder das Gaumensegel. Dieses erst bei den Säugethieren auftretende Organ besteht aus einer muskulösen vom Hinterrande des harten Gaumens beginnenden Platte, welche von der Schleimhaut continuirlich bedeckt wird, und sich jederseits abwärts in zwei Schenkel (Gaumenbogen) theilt. Diese fassen eine nischenförmige Vertiefung zwischen sich, in welcher ein als Mandel bezeichnetes, sehr verschieden gestaltetes Organ meist einen wulstartigen Vorsprung bildet. Dieser bewegliche Apparat bildet die hintere Grenze der Mundhöhle, die er vom Pharynx scheidet. Eine mediane Verlängerung des Gaumensegels stellt das Zäpfchen als eine den Primaten zukommende Einrichtung vor.

Die vordere und seitliche Begrenzung der Mundhöhle bilden bei Reptilien und Vögeln die vom Integumente überkleideten Kieferränder mit den jenem zukommenden Hartgebilden. Bei Eidechsen und Schlangen stellt das Integument längs des Kieferrandes in einem wulstartigen Vorsprunge die Anfänge der Lippen vor. Bei den Säugethieren tritt mit Ausnahme der Monotremen das Integument von den Kieferrändern ab, und überkleidet eine von den Kiefern entspringende, complicirte Muskelschichte, welche bis in die Lippen reicht und dieselben beweglich erscheinen lässt. Durch dieses Verhalten entsteht ein vor der Mundhöhle liegender Raum, das Vestibulum oris, dessen seitliche Ab-

schnitte als Wangenhöhle erscheinen, und grosser Dehnbarkeit fähig bei vielen Säugethieren besondere taschenartige Ausstülpungen (Backentaschen bei Nagern, Affen) herstellen.

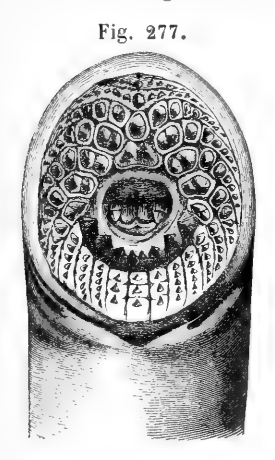
Organe der Mundhöhle.

§ 394.

Von den Organen der Mundhöhle sind die zum Ergreifen und zu Zerkleinerung der Nahrung dienenden Hartgebilde mannichfacher Art. Ein Theil davon entsteht durch Verhornung von Epithelzellen. Die saugnapfartig gestaltete Mundöffnung der Cyclostomen (Fig. 277) ist mit solchen Hornzähnen besetzt, deren auch noch an einem zungenartigen Organe dieser Thiere vorkommen. Aehnliche Belege der Kieferränder bestehen auch bei Amphibien, theils im Larvenzustande als vorübergehende Bildungen (Anuren), theils bleibend bei Siren. Sie werden bei ersteren durch zahlreiche dicht nebeneinander gestellte Zähnchen gebildet.

Etwas verschieden von diesen bestimmt geformten Zahnbildungen sind die ausgedehnteren hornigen Ueberzüge der Kieferränder, wie sie bei Schildkröten, Vögeln und bei den Monotremen im Zusammenhange mit dem hier vorhandenen Mangel wirklicher Zähne als compensatorische Einrichtungen bestehen. Dieser Mangel von Zähnen ist aus einer Rückbildung abzuleiten, und die Ausstattung der Kiefer mit Zähnen ist als ursprüngliches Verhalten anzusehen. Dies beweisen die wenn auch seltenen Fälle, wo während des Embryonalzustandes ein vorübergehendes Auftreten von Zähnen beobachtet ist, wie bei Trionyx unter den Schildkröten.

Fig. 277.



Die wahren Zähne sind das Product der Mundschleimhaut, an dessen Bildung sowohl die Bindegewebschichte wie das Epithel betheiligt ist. Bei den Selachiern stimmen sie in ihrem Baue wie in ihrer Genese vollkommen mit den Schüppchen des Integumentes überein, mit denen auch grosse äussere Aehnlichkeiten bestehen, so dass bei der Continuität der Matrix beider, sowie bei der vielen Selachiern zukommenden Verbreitung derselben Integumentschüppchen über einzelne von den Kieferrändern entfernter liegende Strecken der Mundhöhlenwand, eine primitive Gleichartigkeit der Zähne mit jenen Schüppchen erschlossen werden kann. Die auf den Kieferrändern sich entwickelnden Zähne erscheinen demgemäss nur als volu-

Fig. 277. Mundöffnung von *Petromyzon marinus* mit den »Hornzähnen«. (Nach HECKEL und KNER.)

minöser gestaltete, häufig auch sonst differenzirtere Gebilde derselben Art wie sie im Integumente vorkommen. Ihre Veränderungen im Gegensatz zu den letzteren sind dann aus Anpassung an neue, durch die Beziehungen zu den Kieferrändern erlangte Functionen, deren erste Entstehung zeitlich wohl mit der Differenzirung des primitiven Kieferbogens zusammenfiel, erklärbar, wie sich die Ausbreitung dieser selben Gebilde in der primitiven Mundhöhle aus der Entstehung der letzteren erklärt.

Der Betheiligung zweier Gewebe an der Zusammensetzung der Selachierzähne entspricht die Bildung zweier Substanzen, eine aus der Bindegewebsschichte der Schleimhaut gebildete Zellenschichte sondert das Zahnbein ab, und eine diese deckende dem Epithel angehörige Schichte liefert eine besondere Schichte, welche als Schmelz zu deuten ist. Wenn die letztere Substanz nach manchen Angaben auch nicht ganz allgemein in allen Zähnen der Vertebraten verbreitet verkommt, so spielt sie jedenfalls eine wichtige Rolle, da sie bestimmt wieder bei Reptilien und Säugethieren sich trifft.

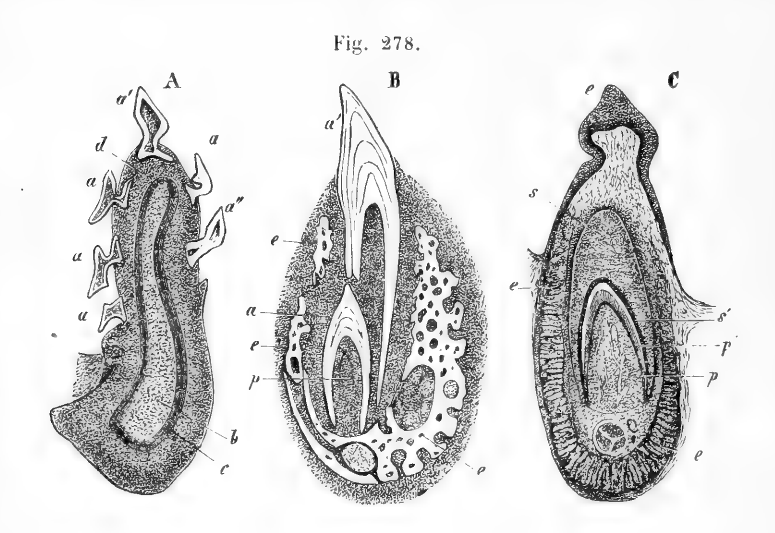
Die Verbreitung einer die Ansätze zur Zahnbildung tragenden Haut über Strecken, welchen bei Selachiern ausgebildetere Zahnformationen abgehen, ist für die Erklärung einer grösseren Ausdehnung von Zahnbildungen bei Ganoïden und Teleostiern von grosser Wichtigkeit. Die bei Selachiern nur durch jene Schüppchen ausgezeichneten Stellen sind bei jenen Fischen durch mehr oder minder exquisite Zahngebilde eingenommen. Ausser den Kieferstücken können Gaumenbeine, Vomer, Parasphenoïd, endlich Zungenbein und Kiemenbogen Zähne tragen. Von den Kiemenbogen ist es meist der hinterste, der auf einfache Platten reducirt durch Zähne ausgezeichnet ist (Schlundzähne). Auch an den oberen Gliedern der Kiemenbogen sind Zähne in grosser Verbreitung vorhanden.

Bei den Amphibien finden sich noch am Gaumenbein und Vomer Zähne, seltener am Parasphenoïd; Gaumenzähne und Zähne am Pterygoïd bestehen bei den Reptilien nur bei Schlangen und Eidechsen, während bei den Crocodilen die Zahnbildung wie bei den Säugethieren auf die Kieferknochen beschränkt ist.

Wie die Zähne unabhängig von den unter ihnen befindlichen Skelettheilen stets in dem Schleimhautüberzuge ihre Entstehung nehmen, so bieten sie in den unteren Abtheilungen auch nur lose Verbindungen dar. Bei den Selachiern sind sie theilweise beweglich. Bei den meisten Fischen behalten sie die oberflächliche Lagerung, und wo festere Verbindungen zu Stande kommen, gehen diese aus einem Verwachsen der Zähne mit den betreffenden Skelettheilen hervor. Solches trifft sich auch noch bei den Amphibien, während bei den Reptilien bald blosse Anlagerungen (pleurodonte Saurier), bald Einsenkungen der sich ent-

wickelnden Zähne in die betreffenden Kieferstücke stattfinden. Bei einem Theile der Saurier sind die Zähne dem Kieferrande angefügt (acrodonte Saurier). Bei anderen, z. B. den Geckonen, auch bei Schlangen, stets aber bei den Crocodilen, werden die sich bildenden

Fig. 278.



Zähne von den Kieferrändern theilweise umwachsen und somit in Alveolen gebettet (Fig. 278. *B*). Bei den Säugethieren besteht ein ähnlicher Vorgang. Eine in die Schleimhaut des Kieferrandes einwachsende Epithelialmasse (Fig. 278. *C. s*) umschliesst kappenförmig eine Papille (*p*), auf welcher die erste Zahnanlage erfolgt; indem diese ein »Zahnsäckchen« darstellende Bildung vom Kiefer umwachsen wird, nimmt der Zahn seine ganze Differenzirung innerhalb des Kiefers, um erst mit seiner allmählichen Ausbildung die Schleimhaut zu durchbrechen, von welcher das ihn erzeugende Säckchen sich abgeschnürt hatte.

Fig. 278. Allgemeines Verhalten der Zahnbildung bei Fischen Reptilien und Säugethieren. Senkrechte Durchschnitte durch den Unterkiefer. *A* Von einem jungen Acanthias. *B* Von einem jungen Alligator. *C* Von einem Hunde-Embryo. *Aa* Junge Zähne, unterhalb des untersten einige zur Zahnbildung bestimmte Schleimhautpapillen, mit einer Epithelschichte überdeckt, die an den übrigen Theilen der Figur weggelassen ist. *a'* In Gebrauch befindlicher Zahn. *a''* An die Vorderfläche des Kiefers gerückte ältere Zähne. *b* Knorpeliger Kiefer. *c* Kalkplättchenschichte des Kieferknorpels. *d* Schleimhaut. *B a* Junger Zahn auf einer gefässführenden Schleimhautpapille *p*. *a'* Aelterer aus dem Kiefercanale vorragender Zahn, an dessen Wurzel ein Stück resorbirt ist. *e e e* Theile des knöchernen Unterkiefers (das grössere Stück gehört dem Dentale an). *C c* Kieferrand mit einer verdickten Epithelschichte. *e* Kieferknochen. *p* Gefässhaltige Zahnpapille, auf welcher eine Epithellage *p'* mit einer Schichte Zahnbein sich findet. *s* Schmelzorgan, das sich gegen die Zahnanlage mit einer Epithelschichte *s'* abgrenzt, unter welcher eine der Zahnbeinschichte aufsitzende Schmelzlage unterscheidbar ist.

§ 392.

Die Gestaltung der Zähne bietet ausserordentlich verschiedene Verhältnisse, so dass von breiten plattenartigen Gebilden bis zu langen und feinen stachelartigen Formen alle Uebergangszustände bestehen; besonders bei den Fischen herrscht diese Verschiedenheit, so zwar, dass einzelne Zahngruppen bei demselben Thiere durch Mannichfaltigkeit der Formen von einander unterschieden sind. Eine grössere Gleichartigkeit in der äusseren Gestalt bieten die Zähne der Amphibien, die wenigstens bei den lebenden Formen meist einfach konisch gestaltet sind, oder spärliche Zacken besitzen. Unter den Reptilien bieten die Saurier grössere Differenzen, auch theilweise die Schlangen, bei denen eine Abtheilung eine Verbindung gewisser Zähne mit einem besonderen Giftdrüsenapparate besitzt. Konische Form der Zähne herrscht auch bei den Crocodilen, bei welchen unter den bereits gebildeten Zähnen stets neue, von den älteren scheidenartig bedeckte entstehen.

Bei den Säugethieren ist die erste Anlage von einer Weiterbildung der bei Fischen (Selachiern) bestehenden Befunde ableitbar, indem ein in die Schleimhaut einwachsender Epithelfortsatz eine die Zahnpapille bedeckende Lage herstellt, allein diese besteht nur an der die Papille bedeckenden Schichte epithelartig fort und wandelt sich vom Mutterboden abgeschnürt in ein besonderes Organ, das Schmelzorgan, um, welches mit der Zahnpapille das Zahnsäckchen herstellt. Die Bildung der beiden Substanzen des Zahnes erfolgt in gleicher Weise wie in den niederen Abtheilungen, nur empfängt die Schmelzschichte eine besondere Differenzirung, welche diesen auf gleiche Weise gebildeten Bestandtheil des Zahnes bei niederen Wirbelthieren in anderer Auffassung beurtheilen liess. Von diesem allgemeinen Verhalten bestehen übrigens auch bei den Säugethieren mancherlei oft bedeutende Modificationen (z. B. bei Edentaten).

Zugleich tritt eine grössere Verschiedenheit an einzelnen Zähnen hervor, so dass das gesammte Gebiss mannichfache Zahnformen einschliesst. Diese theilen sich wieder in verschiedene Leistungen bei der Bewältigung der aufzunehmenden Nahrung und bieten zahlreiche, nach der Art der Nahrung wechselnde Eigenthümlichkeiten; nur bei den Delphinen bleibt der niedere Zustand der Gleichartigkeit aller Zähne fortbestehen, und bei den Balaenen erfolgt nur eine Anlage von Zähnen, die in den Alveolarhöhlen sogar wieder rückgebildet werden.

Ein Wiederersatz der verbrauchten und dann ausfallenden Zähne wird bei den Fischen durch fortgesetzte, neben den alten auftretende Neubildungen eingeleitet. Die Zahnbildung wird damit zu einem durch das ganze Leben des Thieres fortlaufenden, sich stets erneuernden Vorgange. Auch bei den Amphibien und Reptilien treffen wir neue Folgen von Zähnen, wie deren bereits bei den Crocodilen gedacht ward, so dass continuirliche Neubildung das Gebiss vollständig erhält.

Dieser Vorgang beschränkt sich bei den meisten Säugethieren auf einen nur einmaligen Wechsel, indem das erste Gebiss (Milchzahngebiss) durch ein zweites und zwar an Zähnen reicheres ersetzt wird. Eines solchen Zahnwechsels entbehren die Cetaceen und Edentaten, die man als Monophyodonten den anderen, Diphyodonten, gegenüberstellt. Zwischen beide Abtheilungen stellen sich die Beutelthiere, bei denen das diphyodonte Verhalten nur rudimentär ist, indem es sich auf jeder Kieferhälfte auf einen einzelnen Zahn beschränkt. Aehnliches bietet sich auch bei manchen Anderen, wie z. B. beim Elephanten und beim Dugong dar, sowie auch die Nagethiere sich hier anreihen lassen, insofern deren Schneidezähne ohne Vorläufer sind. Dadurch verknüpfen sich beide Reihen und der Zahnwechsel der Säugethiere kann im Vergleiche zu dem Verhalten der Reptilien als ein analoger Vorgang betrachtet werden, der aus einem den Ausgang bildenden polyphyodonten Zustand sich entwickelt hat.

§ 393.

Ein zweiter in der Mundhöhle sich differenzirender Apparat wird durch die Z u n g e vorgestellt, die bei den F i s c h e n durch einen häufig nur durch den Schleimhautüberzug des Zungenbeinkörpers gebildeten flachen, nur mit dem gesammten Visceralskelet beweglichen Vorsprung repräsentirt wird, und durch häufigen Zahnbesatz mit anderen Theilen der Wand jenes Binnenraumes übereinstimmt. Eine selbständige Muskulatur tritt in diesem Organe erst bei den A m p h i b i e n auf, wo es als ein dickes, bei vielen sogar vorstreckbares Gebilde erscheint. Es ist bei Pipa und Dactylethra nicht ausgebildet. Meist ist nur das vordere Ende mit dem Boden der Mundhöhle verbunden, und das hintere erscheint in zwei Lappen ausgezogen als der beweglichere Theil. Eine muskulöse Zunge besteht gleichfalls bei den R e p t i l i e n, bei Schlangen und Eidechsen sogar von einer besonderen Scheide umgeben, aus der sie hervorgestreckt werden kann. Das Epithel der meist schmalen Zunge stellt häufig verhornte Partien dar, bildet Schuppen und

Fig. 279.

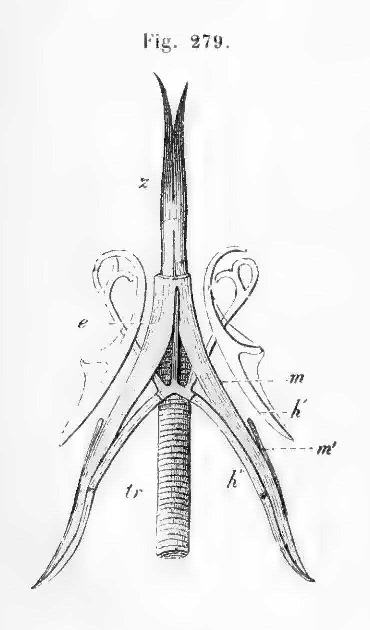


Fig. 279. Zungenbeinapparat mit Zunge und Luftröhre von V a r a n u s. *e* Medianes Stück des Zungenbeins (Zungenbeinkiel). *h'* Vorderes, *h''* hinteres Zungenbeinhorn. *m m'* Muskeln. *tr* Trachea. *z* Zunge.

Höcker an der oberen Fläche, und das vordere Ende (Fig. 279. z) zieht sich in zwei dünne Spitzen aus (Fissilingues). Breit und flach ist sie bei den Schildkröten und Crocodilen, bei letzteren längs des Bodens der Mundhöhle befestigt und ungeachtet der bedeutend differenzirten Muskulatur nicht vorstreckbar. Auch bei den Vögeln ist das vordere Ende der Zunge in der Regel von einer verhornten Epithelschichte bedeckt, häufig sogar mit seitlichen Widerhaken (Spechte) oder feinen Borsten besetzt (Tukane), und nur bei wenigen bildet die Zunge ein massiveres fleischiges Organ (Papageien). Unter den Säugethieren finden wir die Zunge durch bedeutendere Entwickelung der Muskulatur von beträchtlicherem Volum und zugleich bezüglich ihres Schleimhautüberzuges mit zahlreichen Differenzirungen, von denen die Papillenbildungen die wichtigsten sind. Mit der complicirteren Structur vermannichfacht sich die Function des Organes, so dass es selbst bei der Nahrungsaufnahme sehr verschiedene Verrichtungen übernehmen kann. (Ueber die Beziehungen zur Geschmacksfunction siehe § 366.)

§ 394.

Mit der Mundhöhle verbundene Drüsenapparate entwickeln sich von der Schleimhaut der Mundhöhle aus, um dann bei voluminöserer Ausbildung und Lagerung ausserhalb der Schleimhaut nur ihre Ausführgänge dort einzusenken. Sie können somit als mächtiger entwickelte Drüsen der Schleimhaut betrachtet werden. Derartige grössere Drüsen kommen zwar schon hin und wieder bei Fischen und Amphibien vor, doch sind am häufigsten in der Schleimhaut zerstreute kleinere Follikel vorhanden. Bei den Reptilien sind von den letzteren die längs der Kieferränder gelagerten grösser und werden als Lippendrüsen bezeichnet (Schlangen und Eidechsen). Ein mächtigeres Drüsenorgan bildet die Giftdrüse der Schlangen, die wohl ebenso aus einer Modification einfacher Drüsen hervorging. Bei den Schildkröten kommt ein unter der Zunge gelagertes Drüsenpaar vor, welches man als Speicheldrüsen ansieht. Aehnliche Gruppen einzelner Drüsen besitzen auch die Eidechsen. Solche grössere, zur Bildung einer Mundhöhlenflüssigkeit beitragende Drüsen finden sich neben den an verschiedenen Stellen vertheilten, constant bei Vögeln und Säugethieren vor, und werden als Glandulae submaxillares, sublinguales und Parotides unterschieden. Letztere münden bei den Vögeln im Mundwinkel aus, bei den Säugethieren im Vestibulum oris. Den Cetaceen fehlen diese Drüsen gänzlich und bei den Pinnipediern sind sie gering entwickelt; so besonders die Parotis, die auch bei Echidna vermisst ward. Ihren bedeutendsten Umfang erreichen die drei Drüsenpaare bei Pflanzenfressern mit überwiegender Ausbildung bald des einen, bald des anderen Paares.

§ 395.

Die Scheidung der respiratorischen Vorkammer des Darmes bei den Tunicaten wie bei den Balanoglossen in zwei über einander gelegene Abschnitte, von denen der eine vorzugsweise der Zuleitung der Nahrungsstoffe zu dienen scheint (vergl. § 128), hat sich auch auf die niederen Wirbelthiere fortgesetzt, indem bei Amphioxus längs der ventralen Wand der Athemhöhle ein mit der Bauchrinne der Tunicaten in allen wesentlichen Puncten übereinstimmender Halbcanal besteht, der bei den Cranioten in eigenthümliche Umbildungen übergeht.

Unter den Cyclostomen ist diese Rinne nur noch während des Larvenzustandes vorhanden, und zeigt sich mit dem bei Amphioxus persistenten Apparate völlig homolog, allein mit der Differenzirung des als Zunge fungirenden Organs tritt die Rinne in Rückbildungen, und geht in einen allmählich vom oberen Raume sich abschnürenden Canal über, der endlich sich vollständig trennend beim ausgebildeten Thiere in einen vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckenden Complex mit Epithel ausgekleideter Follikel sich verwandelt, und damit die Schilddrüse vorstellt (W. Müller).

Bei den Gnathostomen kommt es nicht mehr zur Bildung einer längere Zeit bestehenden Rinne, vielmehr schnürt sich an der homologen Stelle ein Fortsatz der Schlundhöhle ab (Remak) und bildet einen unpaaren vom Epithel der Schlundwand ausgekleideten Follikel, der unter allmählicher Sprossung sich in eine Summe einzelner Follikel auflöst, die durch Bindegewebe vereinigt bleiben. Nicht selten sondern sich die Follikel in mehrfache Gruppen. Bei Fischen liegt das Organ wenig von seiner Bildungsstätte entfernt am vorderen Ende des Kiemenarterienstammes zwischen diesem und der Copula des Zungenbeinbogens. Bei den Amphibien findet sie sich in der Kehlgegend als paariges Knötchen (unpaar bei Proteus) an der inneren Fläche der hinteren Zungenbeinhörner, zuweilen in mehrfache Gruppen vertheilt. Unpaar, dicht vor den Aortenbogen liegend, erscheint sie bei den Reptilien, paarig dagegen bei Vögeln (Fig. 280. *t*) in der Nähe des Ursprungs der Carotiden. In beiden Abtheilungen entfernt sie sich somit weit von der Bil-

Fig. 280.



Fig. 280. Thymus (*th*) und Thyreoïdea (*t*) eines reifen Embryo von Buteo vulgaris. *tr* Trachea.

dungsstätte, was durch das Zurücktreten der grossen Arterienstämme beeinflusst scheint. Unter den Säugethieren wird sie bei Monotremen, vielen Beutelthieren und manchen anderen aus verschiedenen Abtheilungen gleichfalls in 2 Theile getrennt, während sie sonst ihre beiden seitlichen Massen durch eine mediane Querbrücke (Isthmus) verbunden zeigt. Immer liegt sie dicht unterhalb des Kehlkopfes auf der Luftröhre.

Die Fortdauer dieses schon bei den niederen Wirbelthieren seine ursprüngliche Bedeutung aufgebenden Organs in der langen Reihe der höheren Formen wird aus der phylogenetisch sehr frühzeitig erfolgten Vererbung verständlich, die ein Organ betraf, dessen Function bei Wirbellosen wie bei Amphioxus mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand. Bringt man hiemit die Verbreitung der Bauchrinne bei sonst sehr weit von einander entfernten Abtheilungen in Zusammenhang, so wird daraus auf ein ursprünglich in viel zahlreicheren Formen bestehendes Vorkommen dieses Organes geschlossen werden können, woraus wieder die tiefe, typische Bedeutung des Organs für die Vertebraten hervorgeht.

Die Schilddrüse gehört also zu den rudimentären Organen, deren ursprüngliche Function erloschen ist, ohne dass an deren Stelle eine neue auch nur mit einiger Sicherheit erweisbar wäre.

Eigentlicher Darmcanal (Rumpfdarm).

§ 396.

Aus dem hinteren Ende der respiratorischen Vorkammer oder des Kopfdarmes beginnt der ausschliesslich der Aufnahme der Nahrung und ihrer Veränderung dienende Abschnitt des Tractus intestinalis, der das Darmrohr im engeren Sinne vorstellt. Aus seiner vorderen Gränze sondert sich von ihm ein bei Fischen in mehr indifferentem Verhalten die Schwimmblase, von den Amphibien an dagegen ein respiratorischer, Lunge und Luftwege darstellender Apparat.

Der vorderste Abschnitt des Nahrungscanals entbehrt der scharfen Abgrenzung gegen den Kopfdarm. Da er ebenso wie der letztere vom N. vagus versorgt wird, besteht zur Annahme Grund, dass er ursprünglich aus dem respiratorischen Theil des primitiven Darmrohrs, nach Rückbildung einer grösseren Anzahl hinterer Kiemenspalten hervorging, und damit dem hinteren Abschnitte der bei Amphioxus ansehnlich langen respiratorischen Vorkammer entspricht. Die Einbettung eines beträchtlichen Theiles jenes Vorderdarmabschnittes in die Leibeshöhle, wodurch jener Strecke ein Peritonealüberzug zugetheilt wird, würde jener Hypothese entsprechend einen secundären Befund bilden, der aus der Anpassung des bezüglichen Abschnittes an eine neu übernommene Verrichtung erklärbar erscheint. Jener Darmtheil hätte sich

demzufolge erst allmählich weiter nach hinten zu, in die Leibeshöhle hinab ausgedehnt, und es liegt nahe, hierbei der Bewältigung festerer Nahrungssubstanzen eine activ wirksame Rolle zuzuerkennen, nachdem die Beziehung zum N. vagus eine Aenderung der primitiven Lage als nothwendig voraussetzen und für diesen Vorgang ein Causalmoment suchen lässt.

Bei den Cranioten entspringen nicht blos einige eigenthümliche Verhältnisse der Darmanlage sondern auch spätere Zustände der Ontogenie des Darmes aus den Beziehungen des Eies zur gesammten Embryonalanlage und aus einer Vermehrung des Dottermaterials.

Bei den Selachiern umwächst die Darmanlage den Dotter, aber nur der unter dem Axenskelete der Embryonalanlage befindliche rinnenförmige Theil der Gesammtanlage wandelt sich in den Darm um, und schliesst sich allmählich gegen den übrigen dotterführenden Theil ab, welch' letzterer dann als ein Anhang des Darms, als Dottersack, erscheint. Anfänglich ausserhalb des Körpers gelagert und auch von einer Fortsetzung der Integumentschichte umhüllt, steht der Dottersack nur durch einen Stiel mit dem Darm in Verbindung (äusserer Dottersack) und wird allmählich in den Leib aufgenommen (innerer Dottersack). Unter allmählichem Verbrauche des Dotters bildet der Dottersack sich zurück. Ein durch geringere Quantität des als embryonales Ernährungsmaterial fungirenden Dotters charakterisirtes Verhalten bieten die Teleostier (und Ganoïden?) dar. Der voluminösere Dotter des Eies der Reptilien und Vögel bedingt einen ähnlichen Gegensatz zwischen Darmcanal und Dottersack, doch empfängt der Dottersack keine Umhüllung vom Integumente, da die bei den Anamnia ihn umschliessenden Theile zur Bildung des Amnion und anderer fötaler Eihüllen verwendet werden. Da auch bei den Säugethieren, bei noch bedeutender Reduction des Eimaterials, die Darmanlage sich von der hier den Dottersack repräsentirenden Keimblase abschnürt, kann diese Einrichtung von einem durch reicheres Dottermaterial ausgezeichneten Zustande abgeleitet werden. In der Entwickelung der Frucht im mütterlichen Organismus, und in der mehr oder minder innigen Verbindung der Frucht mit dem Uterus ist die den Mangel eines reichlichen Dottermaterials compensirende Einrichtung zu suchen. Vom Dottersacke erhält sich aber doch ein Rudiment als Nabelbläschen niederer Abtheilungen, welches als ein zur Ernährung des Embryo nichts beitragendes Gebilde auch nicht in die Leibeshöhle mit aufgenommen, sondern mit den Eihüllen nach der Geburt vom Körper getrennt wird.

Als einzelne Abschnitte des Nahrungscanals können folgende drei aufgestellt werden: Vorderdarm, Mitteldarm, Enddarm, welche durch die ganze Reihe der cranioten Wirbelthiere stets deutlich getrennt sich darstellen, sowohl durch äusserliche Merkmale als durch eine verschiedene Beschaffenheit ihrer feineren Structur.

Vorderdarm.

§ 397.

Diese erste Strecke des eigentlichen Nahrungscanals erscheint bei den Acrania als ein ausnehmend kurzer Abschnitt mittelbar vor einer nach vorne gewendeten Ausbuchtung gelagert, welche als Leber gedeutet wird.

Dagegen bildet er bei allen Cränioten eine mächtig entfaltete Strecke, deren Verbindungsstück mit der Vorkammer als Schlund oder Speiseröhre (Oesophagus) bezeichnet wird. Daran fügt sich der Endabschnitt als Magen, durch eine klappenartige Vorrichtung vom Mitteldarm getrennt.

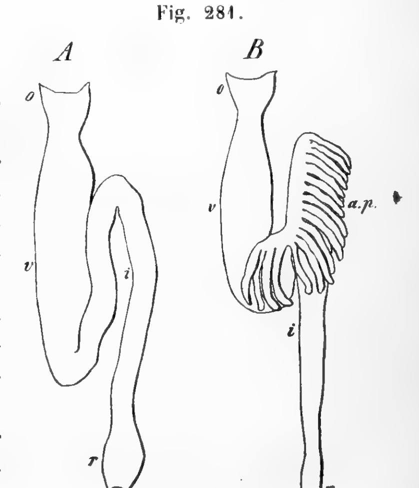
Bei den Fischen geht die sehr weite und meist mit Längsfaltungen der Schleimhaut ausgestattete Speiseröhre meist ohne scharfe Grenze in den Magen über, der von letzterer meist nur durch andere Beschaffenheit der Schleimhaut zu unterscheiden ist.

In der Regel bildet der Magen (Fig. 281) einen nach hinten gerichteten Blindsack, von dem ein nach vorne umbiegender engerer Abschnitt als »Pylorusrohr« unterschieden sich zum Mitteldarm (*i*) begibt. So bei allen Selachiern und Ganoïden, auch bei vielen Teleostiern, indess andere Teleostier durch den Mangel oder die beträchtliche Ausdehnung des Blindsacks nach hinten mannichfache Differenzen darbieten.

Unter den Amphibien finden wir bei Proteus eine niedere Stufe, indem hier das gerade verlaufende Darmrohr nicht einmal eine den Magen repräsentirende Erweiterung besitzt. Dagegen grenzt sich der Magen bei anderen Urodelen (Fig. 286. *v*) als ein weiterer Abschnitt ab, und dies bleibt auch für die Anuren, deren Magen zuweilen sogar in eine Querstellung übergeht (Bufo).

Unter den Reptilien zeigt der Munddarm bei Schlangen und Eidechsen sowohl durch grössere Weite des Oesophagus als durch geraden Verlauf des Magens niedere Zustände. Doch ist bei den Eidechsen ein an die Bildung des Pylorusrohres der Selachier sich anschliessendes Ver-

Fig. 281.



Fig, 281. Darmcanal von Fischen. *A* Von Gobius melanostomus. *B* Von Salmo. *o* Oesophagus. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *ap* Appendices pyloricae. *r* Enddarm.

halten bemerkbar, woraus eine allmähliche Querstellung des Magens ableitbar wird. Bei Schildkröten und Crocodilen ist eine schärfere Sonderung des Oesophagus vom Magen aufgetreten, und bei den ersteren zeigt sich durch bedeutendere Hebung des Pylorustheils eine grosse und kleine Curvatur. Durch Näherung der Gardia an den Pylorus erhält der Magen der Crocodile eine sackförmige, rundliche Gestalt, und wird noch durch eine auf jeder Fläche der Muskelwand liegende sehnige Scheibe ausgezeichnet, wodurch ein Anschluss an den Magen der Vögel gegeben ist.

§ 398.

Bedeutendere Differenzirungen treten am Vorderdarm der Vögel auf, der mehrfache Arbeitstheilung bekundend in mehrere verschieden fungirende Theile zerlegt wird. Der Einfluss der Anpassung an die Lebensweise, hier speciell an die Nahrung, tritt in der Mannichfaltigkeit der einzelnen Einrichtungen überall gleich aufs deutlichste hervor. Die verschieden weite, der Länge des Halses entsprechende Speiseröhre, erscheint in ihrem Verlaufe entweder gleichmässig oder mit einer erweiterten Stelle versehen (Fig. 282. *A*), oder sie zeigt eine blindsackartige, wie ein Anhang erscheinende Ausbuchtung (*B*). Solche nicht minder durch Modificationen des Drüsenapparates der Schleimhaut charakterisirte Abschnitte (Fig. 282. *i*) werden als Kropf (Jugluvies) bezeichnet. Fleischfressende und körnerfressende Vögel besitzen ihn am meisten ausgebildet, und zwar erscheint er bei den ersteren meist als spindelförmige, selten scharf abgesetzte Erweiterung, indess er bei den letzteren als einseitige Ausbuchtung auftritt, die zu einem blindsackartigen, bei manchen sogar ein engeres Verbindungsstück besitzenden Anhang differenzirt ist.

Fig. 282.

Der darauf folgende meist engere Abschnitt der Speiseröhre geht in den Magen über, an welchem zwei Theile unterscheidbar sind; der erste häufig continuirlich aus der Speiseröhre kommende Abschnitt wird als Vormagen (Proventriculus) (Fig. 282. *A*. *B*. *pv*) bezeichnet, und empfängt durch die überaus reiche Entwickelung seiner Drüsenschichte eine ansehnliche Verdickung der Wandung. Der zweite Abschnitt ist durch Entwickelung der Muskelschichte charakterisirt, deren Stärke je nach der Lebensweise der Thiere sehr verschieden ist.

Fig. 282. *A* Vorderdarm eines Raubvogels (Buteo). *B* eines Huhnes. *oe* Speiseröhre. *i* Kropf. *po* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *d* Duodenum.

Wo sie mächtig entwickelt ist, bemerkt man jederseits eine Sehnenscheibe (Fig. 282. *A. B*). Bei Raubvögeln, auch bei vielen von animalischer Nahrung lebenden Schwimmvögeln ist die Muskelschichte wenig entfaltet. Sehr stark wird sie bei Körnerfressern (Hühnern, Gänsen, Tauben, Singvögeln), wo sie zwei gegeneinander gerichtete derbe Platten bildet.

Dieser zur Verkleinerung der Nahrung dienende Abschnitt enthält noch weitere hierauf hinzielende Einrichtungen, indem seine Innenfläche mit einer hornartig festen Lage überzogen wird, welche häufig von bedeutender Dicke als Reibplatte fungirt. Sie ist die Abscheidung einer drüsigen Schichte, deren Secret in jenen festen, starren Zustand übergeht. Der jeder Drüse zukommende Antheil lässt sich in Fällen als ein Büschel feiner Fäden nachweisen, deren jeder einzelne mit je einer Drüsenzelle in Verbindung steht.

§. 399.

Die Trennung des Vorderdarmes wird bei den Säugethieren durch die schärfere Abgrenzung der Speiseröhre vom Magen vollständiger als in fast allen übrigen Abtheilungen ausgeführt. Die Gestaltung des Magens reiht sich in manchen Fällen an niedere Zustände an und er behält bei den Phoken (Fig. 283. *A*) sogar eine Längsstellung bei, während bei den übrigen eine Querstellung vorwaltet. Die Grundform des Magens stellt auch hier eine Erweiterung des Darmrohrs vor, an der durch allmähliches Auswachsen der ursprünglich der Wirbelsäule zugewendeten Randfläche eine grosse Curvatur entsteht, entgegengesetzt der damit gleichfalls gebildeten kleinen Curvatur. Die erstere wird mit einer Axendrehung des Magens und Hebung des Pylorustheils nach vorne gerichtet.

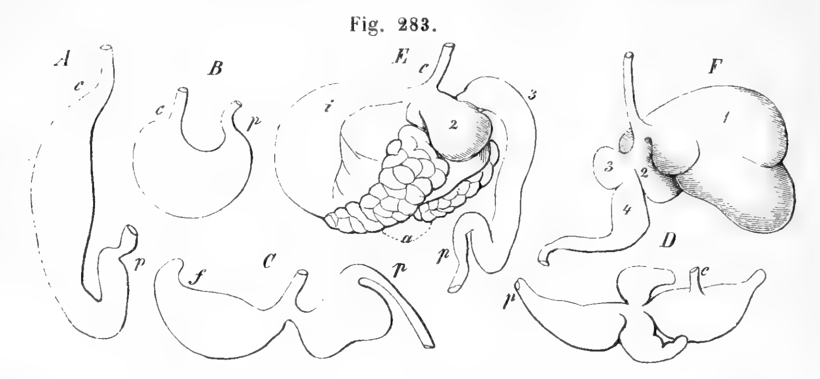
Als Anpassungsergebniss an die Nahrung muss eine Reihe von Eigenthümlichkeiten betrachtet werden, die theils bei den grösseren Abtheilungen constant erscheinen, theils innerhalb engerer Grenzen sich halten. Sie beruhen sowohl auf einer Erweiterung des Binnenraumes wie auf einer Differenzirung des ursprünglich einheitlichen, und, wie es scheinen muss, gleichartig fungirenden Magens in mehrere functionell ungleichwerthige Abschnitte.

Das erste Verhältniss gibt sich bereits bei der Querstellung des Magens kund, wobei die grosse Curvatur eine bedeutendere Ausdehnung erlangt, und sich besonders nach der Cardialportion ausbuchtend Blindsackbildungen hervorruft. Sie fehlen den meisten Carnivoren, sind dagegen bei Monotremen, Beutelthieren, Nagethieren, sowie bei Edentaten entwickelt und kommen den meisten Primaten zu.

Die stärkere Entwickelung des Magenblindsacks (Fig. 283. *B*) führt zur Scheidung in mehrere Abschnitte, welche Sonderung nicht selten nur innerlich an der Schleimhaut ausgedrückt ist und sich sogar mit

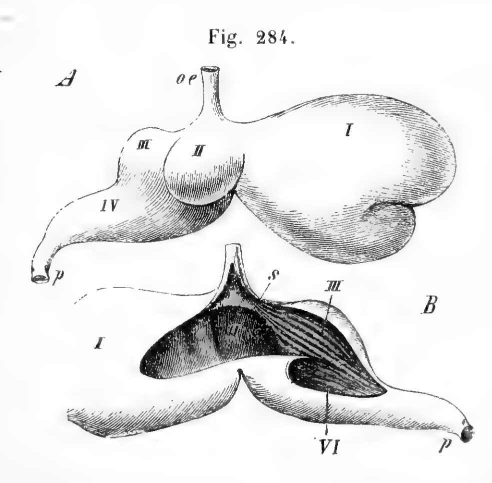
einer scharfen Begrenzung kund gibt (Equus). Weiter setzt sich dieses Verhältniss durch eine quere Einschnürung fort, durch welche der Magen bei vielen Nagethieren (*C*) in einen Cardial- und Pylorustheil getrennt wird, zu welchem noch kleinere Ausbuchtungen treten

Fig. 283.



können. Solche zusammengesetzte Magen bieten sich vorzüglich bei Wiederkäuern, Tylopoden und Walthieren dar. Der Magenblindsack bildet immer eine bedeutende Erweiterung, auf welche bei den Walthieren eine Anzahl dem Pylorusabschnitte angefügter Divertikel folgt, die den Magen aus vier bis sieben durch verschieden weite Verbindungsstellen communicirende Räume zusammengesetzt darstellen.

Fig. 284.



Bei den Wiederkäuern (Fig. 283. *F*) führt diese Differenzirung zu der eigenthümlichen Erscheinung, welche der Abtheilung ihren Namen gab. Der erste als erweiterter Magenblindsack erscheinende Abschnitt wird als Rumen (Jugluvies) (Fig. 284. *I*) bezeichnet, und fungirt wesentlich als Behälter für massenhaft aufgenommene Nahrungsstoffe. Dicht neben der Cardia steht er mit dem zweiten Abschnitte, dem Netzmagen (Reticulum) (*II*) im Zusammenhange, auf welchem als dritter Abschnitt der den Tylopoden (Fig. 283. *E*)

Fig. 283. Magenformen verschiedener Säugethiere. *A* Von Phoca. *B* Von Hyaena. *C* Von Cricetus. *D* Von Manatus. *E* Von Camelus. *F* Von Ovis. *c* Cardia. *p* Pylorus.

Fig. 284. Magen einer Antilope. *A* Von vorne gesehen. *B* Von hinten geöffnet. *oe* Speiseröhre. *I* Rumen. *II* Netzmagen. *III* Blättermagen. *IV* Labmagen. *p* Pylorus. *s* Schlundrinne.

fehlende Blättermagen (Omasus) (*III*) folgt. Diesem schliesst sich als letzter aus dem Pylorustheil gebildeter Abschnitt, der Labmagen (Abomasus) (Fig. 283. *E*. 3. *F*. 4) an, dessen Schleimhaut die Labdrüsen enthält. Durch den Schluss einer von der Cardia in den Netzmagen gehenden, durch einen faltenförmigen Vorsprung (Fig. 284. *B. s*) gegen die beiden ersten Abtheilungen des Magens abschliessbaren Rinne kann der aus dem Netzmagen in den Oesophagus und von da in die Mundhöhle gelangte Bissen nach vollzogenem Wiederkäuen unmittelbar in den Blätter- und Labmagen zurückgebracht werden, während das Offenstehen jener »Schlundrinne« den Eintritt des Futters in Rumen und Netzmagen gestattet. Der Einfluss der Nahrung auf die Grösseverhältnisse der einzelnen Abschnitte ergibt sich aus der Verschiedenheit, die Rumen und Labmagen in verschiedenen Altersperioden zeigen. Der Labmagen bildet den grössten Abschnitt beim Säugling, indess er später vom Rumen wohl zehnmal an Grösse übertroffen wird.

Mitteldarm.

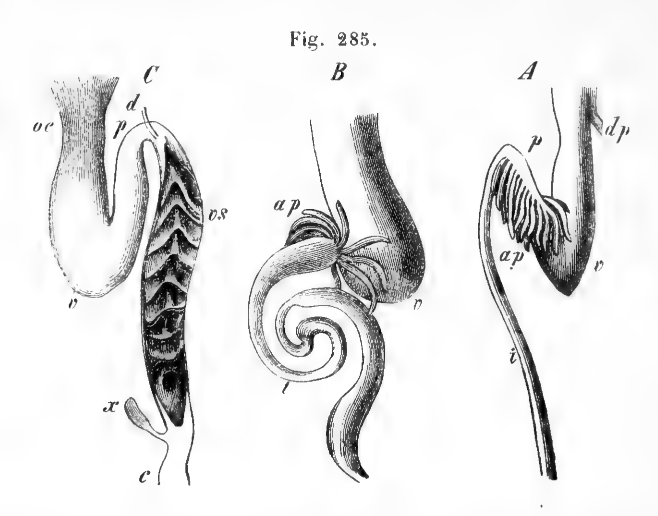
§ 400.

Der meist durch eine ringförmige Falte, die Pylorusklappe, vom Magen abgegrenzte Mitteldarm ist an seinem Anfangsstücke durch die Verbindung mit Drüsenorganen (Leber und Bauchspeicheldrüse) charakterisirt. In seinen Längeverhältnissen ist er der variabelste Abschnitt des Darmrohrs. In geradem Verlaufe bei den Cyclostomen, auch bei einigen Teleostiern und bei Chimaera, ist er bei letzteren durch eine bei den Selachiern bedeutender entwickelte spiralige Falte ausgezeichnet, welche den grössten Theil des Mitteldarms in zahlreichen, bald dichteren, bald weiter abstehenden Umgängen durchsetzt (Fig. 285. *C. vs*). Diese Spiralklappe bleibt auch den Ganoïden, ist jedoch bei Lepidosteus fast bis zur Unkenntlichkeit rückgebildet und fehlt vollständig den Teleostiern.

Am Anfange des Mitteldarms der Selachier ist eine Erweiterung bemerkbar, an welcher Stelle bei den Stören ein grosses, äusserlich mehrfach gebuchtetes Drüsenorgan sich vorfindet, dessen Inneres in grössere, den Buchtungen entsprechende Räume zerfällt, die in einen weiten mittleren Raum einmünden und wieder zahlreichere kleinere Alveolen an ihren Wandungen besitzen. Bei Lepidosteus sind die einzelnen Abschnitte schärfer von einander getrennt und erscheinen als Gruppen kurzer Blindschläuche, die den Pylorusabschnitt des Mitteldarms besetzen, und wie bei den meisten Teleostiern die als Appendices pyloricae bezeichneten blinddarmartigen Anhänge (Fig. 285. *A. B. ap*) vorstellen. Sie besetzen eine verschieden lange Strecke des Mitteldarms in wechselnder Zahl und Grösse. Bald mündet jeder gesondert in den Darm, bald vereinigen sich mehrere zu grösseren Stämmen, woraus

verästelte Bildungen entstehen. Die grösste Zahl kommt bei Gadiden und Scomberoïden vor. Bei manchen werden die einzelnen zu gemeinsamem Ausführgange verbundenen Schläuche noch durch Bindegewebe zusammengehalten, so dass sie dann das Ansehen einer

Fig. 285.



compacten Drüse gewinnen (Scomberoïden), sowie auch schon durch die häufige Vereinigung der Mündungen die Verwandtschaft mit der Drüse der Störe ausgesprochen ist.

Bei vielen Teleostiern übertrifft der Mitteldarm die ihm zugewiesene Strecke der Bauchhöhle um bedeutendes an Länge, und findet sich dann in Windungen (Fig. 285. *B. i*) oder durch mehrfaches Auf- und Absteigen in Schlingen gelegt. Darin spricht sich eine Anpassung an den Raum der Leibeshöhle ebenso aus, wie das stets aus einer gerade gestreckten Anlage hervorgehende Auswachsen in die Länge wieder einer Anpassung an die durch die Ingesta beeinflusste Leistung entspricht.

§ 401.

Bei den Amphibien bleibt das einfache Verhalten des Mitteldarms nur selten bestehen, meist bildet er (Fig. 286. *i*) wie auch bei den Reptilien ein längeres Rohr und demzufolge mehrfache Windungen, die am geringsten bei Schlangen, bedeutend dagegen bei Schildkröten und noch mehr bei Crocodilen entwickelt sind. Eine beträchtliche Längenausdehnung des Mitteldarms erfolgt bei den Larven der ungeschwänzten Amphibien, bei denen dieser Abschnitt eine in spiraligen

Fig. 285. Darmcanal von Fischen. *A* von Salmo salvelinus. *B* von Trachinus radiatus. *C* von Squatina vulgaris. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *dp* Ende des Ductus pneumaticus. *p* Pylorus. *ap* Appendices pyloricae. *d* Ductus choledochus. *vs* Spiralklappe. *i* Mitteldarm. *c* Enddarm. *x* Anhang desselben.

Windungen gelagerte lange Schlinge vorstellt. Mit der Aenderung der Ernährungsweise geht in den letzten Larvenstadien eine Reduction vor sich, die den Darm wieder auf einige Schlingen verkürzt.

Die Länge des Mitteldarms ist bei den Vögeln gleichfalls nach den Nahrungsverhältnissen beträchtlich verschieden. Der ganze Darmabschnitt zeigt sich in Schlingen gelegt, von denen die erste (Duodenalschlinge) am meisten ausgebildet ist und immer die Bauchspeicheldrüse umfasst.

Fig. 286.



Am Mitteldarm der Säugethiere zeigt sich das verschiedene Verhalten der Länge nicht minder in deutlicher Abhängigkeit von den Nahrungsverhältnissen und daraus ergeben sich für Fleisch- und Pflanzenfresser sehr verschiedenartige Zustände.

Ausser der Längeentfaltung des Mitteldarms bieten sich für die Oberflächenvergrösserung mehrfache, von der Schleimhaut ausgehende Einrichtungen dar. Während in den unteren Abtheilungen grössere Faltungen der Schleimhaut auftreten, die in der Bildung der Spiralklappe der Selachier ihren höchsten Ausdruck fanden, sehen wir bei den Amphibien und Reptilien vorzüglich feine Längsfaltungen vorherrschend. Solche bestehen zwar auch noch bei den Vögeln, allein sie zeigen sich als ungleiche Erhebungen, die sogar durch Querfalten verbunden sein können. Feine, in Zickzacklinien angeordnete Falten kommen bei Amphibien und Reptilien, besonders bei Crocodilen vor, und finden sich auch am Mitteldarm der Vögel wieder. Unter den Säugethieren herrschen Längsfaltungen der Schleimhaut bei Walthieren; bei den meisten übrigen erhebt sich die Schleimhaut in Querfalten, die sehr allgemein mit Zotten besetzt sind. Bei geringer entwickelter Faltenbildung finden sich solche Zotten auch bei Vögeln bedeutend entwickelt, während sie bei Anwesenheit von Falten nur kleinere Erhebungen vorstellen.

Enddarm.

§ 402.

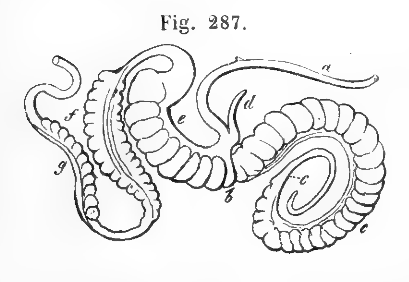
Der Enddarm erscheint in den unteren Abtheilungen als der unansehnlichste, meist nur durch ein kurzes, etwas weiteres Stück vorgestellte Abschnitt (Fig. 281. *r*. 285. *C. c*). Erst bei den Amphibien empfängt er durch grössere Länge und Weite einige Bedeutung, behält jedoch ebenso wie bei Reptilien einen seiner Kürze entsprechenden geraden Verlauf bei, daher er meist als »Rectum« bezeichnet ward.

Fig. 286. Darmcanal von Menobranchus lateralis. *p* Anfang des Munddarms mit dem Pharynx. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Gewöhnlich wird er vom Mitteldarm durch eine Querfalte oder Klappe geschieden. Ein blinddarmartiger Anhang kommt vielen Reptilien zu und erscheint als eine wenig bei Schlangen, mehr bei Eidechsen entwickelte Ausbuchtung des Enddarms. Eine grössere Beständigkeit erhalten Blinddärme bei den Vögeln, deren Enddarm gleichfalls noch kurz und gerade gestreckt ist. Der Blinddarm ist meist paarig vorhanden, und wird nur in einzelnen Familien vermisst (z. B. bei den Spechten, bei Psittacus u. a.). Die Ausbildung dieser Coeca bietet sehr verschiedene Grade dar, so dass sie bald ganz kurze papillenartige Anhänge, bald sehr lange Schläuche (z. B. bei Apteryx, bei Hühnern) vorstellen.

Die Längenentfaltung des Enddarms erreicht ihre höchste Stufe bei den Säugethieren, wo dieser Theil gleichfalls durch grössere Weite als Dickdarm vom engeren Mittel- oder Dünndarm immer deutlich abgegrenzt erscheint. Seine bedeutendere Länge lässt ihn in Windungen gelagert sein, so dass nur der letzte Abschnitt den geraden Verlauf des Enddarmes der übrigen Wirbelthiere besitzt. Der erstere bildet in der Regel eine von der rechten Seite der Bauchhöhle nach vorne und von da nach links und wieder nach hinten umbiegende, ins Rectum sich fortsetzende Schlinge, welche zuweilen wieder in secundäre Schlingen zerlegt wird. An der Grenze gegen den Dünndarm bestehen gleichfalls Blindsackbildungen, bald zu zweien (Fig. 287. *c. d*), bald einfach vorhanden. Die Ausbildung dieses Blinddarmes erscheint in engem Zusammenhange mit der Nahrung; bei Fleischfressern ist er kurz und kann sogar gänzlich fehlen (Ursina, Mustelina), von bedeutendem Volumen tritt er bei Pflanzenfressern auf, wo er jedoch bei ansehnlicher Länge des Colons auch reducirt vorkommen kann, und somit zwischen beiden Abschnitten ein gewisses compensatorisches Verhältniss wahrnehmen lässt.

Fig. 287.



Am Blinddarm selbst ergeben sich wiederum Differenzirungen. Das Ende desselben ist häufig verkümmert (z. B. bei manchen Prosimiae und vielen Nagern) (Fig. 287. *c*). Auch bei manchen Primaten, wie beim Menschen entwickelt sich das anfänglich mit dem übrigen gleichweite Endstück nicht in demselben Maasse wie der übrige Theil, und scheidet sich von dem letzteren, weiter werdenden Abschnitte immer deutlicher ab, bis es endlich einen blossen Anhang desselben, den Appendix vermiformis, vorstellt.

Der Enddarm öffnet sich anfänglich mit den Harn- und Geschlechts-

Fig. 287. Blinddarm und Colon von Lagomys pusillus. *a* Dünndarm. *b* Einmündung des grösseren (*c*) und des kleineren (*d*) Blinddarms. *e f g* Divertikel des Colons. (Nach PALLAS.)

wegen in einen gemeinsamen Raum, die Cloake. Dieses bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln bestehende Verhalten findet sich bei den Säugethieren nur bei den Monotremen bleibend, bei den anderen auf frühere Stadien beschränkt, um einer Trennung in zwei Oeffnungen zu weichen (S. unter Geschlechtsorganen).

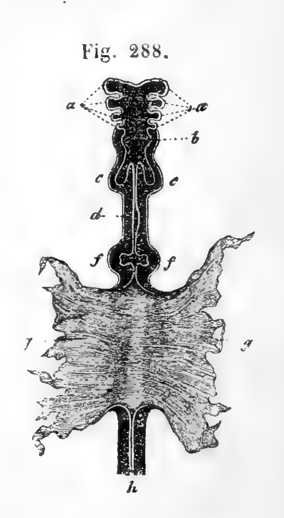
Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 403.

Mit dem Anfange des Mitteldarms stehen zwei grosse Drüsenorgane in Verbindung, Leber und Bauchspeicheldrüse, die beide auf übereinstimmende Weise aus den Wandungen der Darmanlage sich entwickeln.

Bei Amphioxus erscheint ein als Leber zu deutendes Organ in Gestalt eines nahe am Anfange des Nahrungscanals beginnenden, nach vorne gerichteten Blindschlauches (Fig. 273. *l*), der eine grünlich gefärbte Epithelauskleidung besitzt. Ein ähnlicher Zustand findet sich sonst nur während der ersten Bildungsstadien gegeben, wo die Anlage der Leber als eine hinter dem eine einfache spindelförmige Erweiterung darstellenden Magen (Fig. 288. *d*) liegende paarige Ausbuchtung (*f*, *f*) des Darmrohrs erscheint. An ihr betheiligen sich sowohl die äussere aus dem Darmfaserblatte gebildete, als auch die innere Schichte der Darmanlage, das Darmdrüsenblatt. Da Reptilien, Vögel und Säugethiere hierin übereinstimmen, wird dieser Zustand als ein fundamentaler zu betrachten sein, der zugleich auf die Formverhältnisse des Leberorgans bei Amphioxus und vielen wirbellosen Thieren (Würmer, manche Mollusken) verweist und in jenen vergleichbare Einrichtungen erkennen lässt.

Fig. 288.



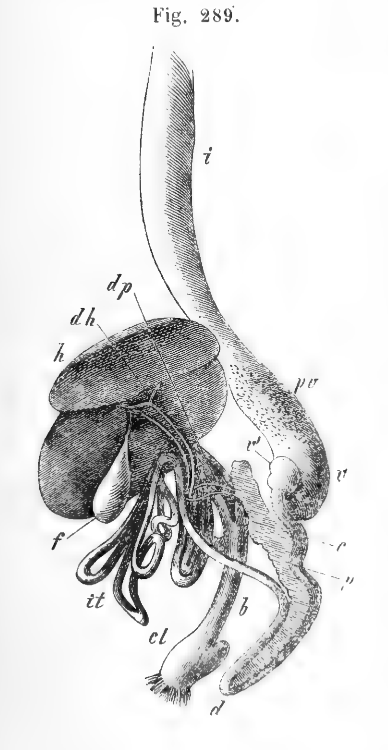
Durch Wucherungen des Darmfaserblattes und Verbindung desselben vorzüglich mit dem venösen Abschnitte des Gefässystems, wie durch gleichzeitige Wucherungen des Darmdrüsenblattes entstehen Verhältnisse, welche die Leber der Craniota von jener der Acrania sowohl als der wirbellosen Thiere unterscheiden. Während die erste Anlage der Leber als eine Ausbuchtung erscheint, gehen die späteren Differen-

Fig. 288. Anlage des Darmcanals und seiner Anhangsgebilde von einem Hunde-Embryo, von der Ventralfläche dargestellt. *a* Ausbuchtungen des Darmrohrs nach den Visceralspalten. *b* Anlage des Schlundes und Kehlkopfes. *c* Anlage der Lungen, *d* des Magens, *f* der Leber. *g* Dottersackwände in ihrer Verbindung mit dem Mitteldarm. *h* Enddarm. (Nach Bishoff.)

zirungen aus Wucherungen des Darmdrüsenblattes hervor, welche solide, überall ins Darmfaserblatt und den in dasselbe eingebetteten Gefässapparat einwachsende Stränge bilden und, neue Sprossen treibend, sich schliesslich unter einander netzförmig verbinden. Diese anfänglich soliden Stränge stellen sammt ihren secundären etc. Ausläufern das Leberparenchym her, und lassen mit dem Auftreten intercellulärer, in der Axe der Zellenstränge verlaufender Gänge, die Gallenwege hervorgehen. Die beiderseitig entstandenen, bei den Myxinen getrennt bleibenden Leberlappen sind bei den anderen untereinander zu Einem Organe verschmolzen. Die zwei primitiven Ausbuchtungen stellen, nachdem sich die Gallenwege von ihnen aus ins Leberparenchym bildeten, und ins Netzwerk der Zellenstränge desselben sich fortsetzten, die Ausführgänge der Leber vor.

Die auf diese Weise vom Darme differenzirte Leber bildet ein einheitliches, meist sehr voluminöses Organ, welches in eine vom vorderen Abschnitt des Darmrohrs zur vorderen Bauchwand tretende Peritonealduplicatur sich einbettet.

Fig. 289.



§ 404.

In der äusseren Form wie in den Volumsverhältnissen ergeben sich vielfache Verschiedenheiten. Bei den Fischen treffen wir die Leber bald nur als eine einzige ungelappte Masse (viele Knochenfische), bald aus zwei Lappen bestehend (Selachier, viele Knochenfische), bald ist sie in eine grössere Anzahl von Lappen und Läppchen getheilt (Knochenfische). Zwei grössere Abschnitte besitzt sie bei den Amphibien; einfach ist sie meist bei den Schlangen, und nur am Rande gekerbt bei den Sauriern, bei Crocodilen und Schildkröten wieder in zwei Lappen getheilt, die bei den letzteren weit auseinander gerückt durch eine schmale Querbrücke vereinigt werden. Die Andeutung zweier Lappen tritt bald mehr, bald minder auch in der Classe der Vögel (Fig. 289. *h*) vor, und ist bei den

Fig. 289. Darmcanal von Ardea cinerea. *i* Oesophagus mit Kropf. *pv* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *v'* Antrum pylori. *d* Duodenalschlinge. *it* Mitteldarm. *b* Enddarm. *c* Stück eines der beiden Blinddärme. *cl* Cloake mit Bursa Fabricii. *h* Leber. *dh* Ductus hepato-entericus. *f* Gallenblase. *p* Bauchspeicheldrüse. *dp* Ductus pancreaticus.

Säugethieren die Regel, da zwar bei Carnivoren, Nagern, einigen Beutelthieren, Affen und Anderen, mehrlappige Formen vorhanden sind, die sich aber immer auf zwei grössere Hauptlappen zurückführen lassen.

Im Verhalten der Ausführgänge (Ductus hepato-enterici) ergeben sich zahlreiche in Bezug auf die ursprüngliche Duplicität dahin aufzufassende Modificationen, dass entweder der erstere Zustand fortbesteht, oder dass die beiden Ausführgänge allmählich mit einander verschmelzen, d. h. sich vom Darme her zu Einem Gange umwandeln, oder dass endlich eine Rückbildung der primären Ausführgänge erfolgt, wobei Canäle secundärer Ordnung zu Ausführgängen werden, die dann in grösserer Anzahl vorkommen, z. B. bei Eidechsen und Schlangen. An diesen Ausführgängen findet sich eine einseitige blindsackartige Ausbuchtung, die Gallenblase (Fig. 289. *f*), und zwar in sehr mannichfachen Beziehungen und keineswegs als constantes Gebilde.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht auf eine ähnliche Weise wie die Leber, aus einer hinter der Anlage der letzteren sich bildenden Ausbuchtung der Darmwand. Die Epithelschichte des Darmes, also wieder das Darmdrüsenblatt, bildet Wucherungen, aus welchen unter fortgesetzter Knospung die Drüsenläppchen mit ihren Ausführgängen entstehen, indess der Ductus pancreaticus aus der ersten Anlage sich bildet. Dieses nur in einzelnen Abtheilungen der Fische vermisste, immer dem Anfange des Mitteldarms oder auch dem Magen benachbart gelegene Organ verbindet seinen Ausführgang häufig jenem der Leber, oder senkt ihn mit jenem in den Darmcanal ein. Nicht selten kommen zwei Ausführgänge vor (bei Schildkröten, Crocodilen, Vögeln (Fig. 289) und einigen Säugethieren), von denen einer in der Regel mit dem Ductus hepato-entericus verbunden ist.

Mesenterium.

§ 405.

Mit der Bildung des Darmcanals entsteht die ihn überkleidende Peritonealduplicatur, durch welche er an die hintere Bauchwand befestigt wird. Diese den Darm umfassende Doppellamelle stellt das Mesenterium vor, von dem der zum Magen tretende Abschnitt als Mesogastrium bezeichnet wird. Letzteres schlägt sich aber nicht einfach um den Magen, wie das Mesenterium des grössten Theils des Mitteldarmes, sondern geht mit seinen beiden Lamellen von dem Magen in eine zur vordern Bauchwand sich fortsetzende Doppellamelle über, die erst an letzterer Stelle wieder mit dem Peritoneum der Bauchwand zusammenhängt. In dieser Fortsetzung des Mesogastriums zur vorderen Bauchwand ist die Leber aufgetreten, welche dadurch nicht nur gleichfalls einen Peritonealüberzug erhält, sondern auch durch denselben sowohl mit dem Darmrohr (speciell dem Magen und dem Anfange des Mitteldarms), wie mit der ventralen Wandung der Leibes-

höhle in Zusammenhang sich findet. So lange das Darmrohr seinen ursprünglich geraden Verlauf behält, sind auch die Verhältnisse des Mesenteriums einfach, und Besonderheiten werden nur durch theilweises Schwinden grösserer Strecken desselben, z. B. bei Fischen, hervorgerufen. Auch die Volumentfaltung der Leber bedingt Veränderungen an der vom Magen zur vorderen Bauchwand tretenden Duplicatur, die als Verbindungsstück mit dem Magen als kleines Netz bezeichnet wird, während ihr vorderer zur Leibeswand tretender Abschnitt das Ligamentum suspensorium der Leber vorstellt. Andere Veränderungen werden durch die Beziehung zum Zwerchfell, durch Krümmung des Magens und durch die Verlängerung des Mitteldarms hervorgerufen, welch' letztere das Mesenterium in krausenartige Falten legt (Gekröse). Diese Verhältnisse treten bereits bei Fischen auf und zeigen sich noch einfach bei Amphibien, dann bei den Schlangen und Eidechsen, bei Schildkröten und Crocodilen besonders durch Veränderung der Lage und Form des Magens modificirt.

Am bedeutendsten sind die Veränderungen des Mesogastriums der Säugethiere, welches mit einer Lageveränderung des Magens in einen weiten Sack auswächst (Bursa omentalis), der entweder über die Schlingen des Mitteldarms herabhängt, wie bei den meisten Säugethieren, oder den Magen theilweise umhüllt (Wiederkäuer). Das Mesenterium des Enddarms bleibt bei den Wirbelthieren mit kurzem Enddarm in seinem primitiven Zustande. Bei der bei den Säugethieren stattfindenden Längenentfaltung der als Colon bezeichneten Strecke des Enddarmes folgt das Mesenterium als Mesocolon mit, und rückt zugleich mit einem Abschnitte gegen die Wurzel des Mesogastriums empor, so dass beide dicht beieinander entspringen. Von da aus gehen nun bei den Primaten allmählich Verbindungen des Mesocolons mit der hinteren Doppellamelle des Mesogastriums vor sich, die mit der beim Menschen bestehenden Aufnahme eines Theiles des Colon (C. transversum) in die hintere Wand des Netzbeutels abschliessen. Zugleich verwächst die vordere und hintere Wand des Netzbeutels, wodurch das somit aus 4 Peritoneallamellen zusammengesetzte Omentum majus entsteht.

Pneumatische Nebenhöhlen des Darmrohrs.

§ 406.

Obgleich die Wirbelthiere in ihren niederen Abtheilungen dem Aufenthalte im Wasser adaequate Anpassungen in ihrer gesammten Organisation kundgeben, so treten doch schon bei jenen zur Aufnahme von Luft fungirende Einrichtungen hervor, womit der Wechsel des Mediums wenn auch auf grossen Umwegen vorbereitet wird.

Wie für Alles von aussen her aufzunehmende das Darmrohr die Bahn bietet, für das zur Athmung dienende Wasser, ebenso wie für

die im Organismus als Nahrung zu verwerthenden Substanzen, so vermag der Darmtract auch Luft aufzunehmen, die in besonderen von hm aus differenzirten, also Theile des primitiven Darmrohrs darstellenden Räumen gesammelt wird. Diese Aufnahme von Luft hat wenigstens ein zeitweiliges Emporsteigen zur Wasseroberfläche zur Voraussetzung, und bildet damit eine nicht unwichtige Uebergangsstufe von den ausschliesslich auf das Leben im Wasser angewiesenen Zuständen, zu solchen die auch ausserhalb dieses Mediums zu leben im Stande sind.

Die mit der Aufnahme von Luft entstehenden Apparate werden als Schwimmblasen bezeichnet. Welcher Art die praktische Bedeutung dieser Organe für den Gesammtorganismus ist, ist noch unbestimmt, doch werden sie bei ihrer grossen Verbreitung als wichtige Theile angesehen werden müssen. Da luftführende Räume im Körper im Wasser lebender Thiere nicht ohne Einfluss auf die spezifischen Gewichtsverhältnisse des Körpers bestehen können, wird die Annahme einer hydrostatischen Function für jene Organe wahrscheinlich gemacht.

In diesem Verhalten tritt mit Aenderung der Kreislaufverhältnisse eine wichtige Umwandlung ein. Die Organe fungiren respiratorisch, indem die in ihnen befindliche Luft mit dem der Wand des Organes zugeführten Blute einen Gasaustausch eingeht, so dass sauerstoffreicheres Blut abgeführt wird. Damit tritt das Organ in die Reihe der Athmungsorgane und wird Lunge benannt.

Die pneumatischen Apparate des Darmrohrs sondern sich also in zwei functionell ausserordentlich verschiedene, aber morphologisch homologe Organreihen, deren jede für sich zahlreiche Differenzirungen eingeht.

a) Schwimmblase.

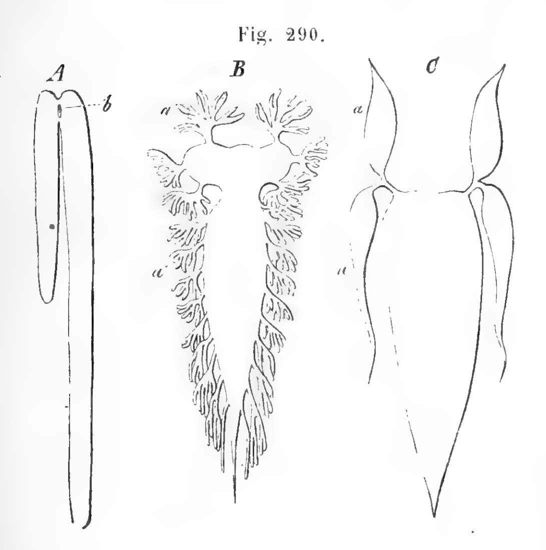
§ 407.

Diese Organe fehlen bei Amphioxus wie bei den Cyclostomen. Bei Selachiern (einigen Haien) findet sich ein dorsal in den Schlund mündendes Divertikel der Wandung, welches als Rudiment einer Schwimmblase betrachtet werden darf. Den Ganoïden kommen Schwimmblasen allgemein, den Teleostiern in grosser Verbreitung zu. Prüfen wir die bei Ganoïden bestehenden Einrichtungen näher, so treffen wir sie als einfache oder als paarige Säcke, die mit dem Schlunde durch einen kürzeren oder längeren Luftgang in Verbindung stehen. Der Luftgang mündet an der oberen Wand des Vorderdarms aus, an derselben Stelle, wo bei den Selachiern der kurze Blindsack sich vorfindet. Sehr weit nach hinten ist die Ausmündung bei Acipenser gelegt, dessen Schwimmblase sich hier mit dem Magen verbindet, dagegen treffen wir bei Polypterus eine paarige Schwimmblase (Fig. 290. *A*) mit Ausmündung an der unteren Wand des Oesophagus, und bei Lepidosteus

ist die dorsal gelagerte, äusserlich einfache Blase durch sie durchsetzende Trabekel in zwei Längshälften getheilt, deren jede durch zahlreiche Vorsprünge und Balken wieder in kleinere zellige Hohlräume zerfällt und damit eine Oberflächenvergrösserung darbietet. Auch bei Amia ist die zellige Schwimmblase durch eine Falte getheilt und läuft nach vorne in zwei kurze Hörner aus. Die Ausmündung in den Darm geschieht bei den 3 letzterwähnten Ganoïden mit einer Längsspalte, die in einen kurzen etwas engeren Ductus pneumaticus führt. Wir finden also bereits bei den Ganoïden eine grosse Mannichfaltigkeit in dem Verhalten der Schwimmblase, welche Zustände aus dem Verhältniss der ganzen, nur auf wenige lebende Formen beschränkten Abtheilung beurtheilt werden müssen. Bedeutungsvoll ist es, dass in den verschiedenen Zuständen der Schwimmblase der Ganoïden alle wesentlichen Einrichtungen erkennbar sind, welche das Organ, bei den Teleostiern noch als Schwimmblase, bei den höheren Wirbelthieren als Lunge zeigt.

Der Luftgang erscheint in einer Abtheilung der Teleostier persistent (Physostomen), bei anderen tritt er als vorübergehende Bildung auf, indem er nach der Entwickelung der Schwimmblase wieder verschwindet, und endlich ist bei vielen die Bildung der Schwimmblase gänzlich sistirt (Physoclysten).

Fig. 290.



Die Verbindung des Luftganges mit dem Darm zeigt bedeutende Verschiedenheiten. Die Einmündung kann sowohl oben als seitlich geschehen, und zwar an allen Abschnitten des Munddarms vom Schlunde an (Fig. 285. *A. dp*) bis zum Ende des Magens. Bezüglich der Formverhältnisse besteht eine ausserordentliche Mannichfaltigkeit, sowohl bei den Schwimmblasen mit, als bei jenen ohne Luftgang. Eine Quertheilung in zwei hinter einander liegende Abschnitte, von denen der letztere den Luftgang absendet, besteht bei den Cyprinoïden (vergl. Fig. 269. *m n*), bei Anderen kommen seitliche Ausbuchtungen vor, die als Fortsätze der verschiedensten Gestalt sich darstellen (Fig. 270. *B. C. a*) und in mehr oder

Fig. 290. Verschiedene Formen von Schwimmblasen. *A* von Polypterus bichir nach J. Müller. *B* von Johnius lobatus. *C* von Corvina trispinosa nach Cuvier und Valenciennes. *a* Anhänge der Schwimmblase *b* Mündung.

minder reiche Ramificationen übergehen können. Die Wandung des Organes bietet in ihrer Textur ähnliche Verhältnisse wie die Darmwand, doch ergeben sich manche eigenthümliche, für unsere Zwecke untergeordnete Differenzirungen. Dahin gehören auch die verschiedenen Anpassungen der Schwimmblase an andere Apparate, wie z. B. die Verbindung mit dem Hörorgane bei vielen Physostomen (vergl. oben §. 372).

Die Umwandlung der Schwimmblase in eine Lunge ist bei den Dipnoï vor sich gegangen. Wenn das Organ in seinen äusserlichen Verhältnissen noch mit einer Schwimmblase übereinstimmt, so ist durch das Auftreten zuführender Venen und abführender Arterien eine wesentliche Aenderung aufgetreten, die von nun an das Organ als Athmungsorgan erscheinen lässt. Bei Ceratodus, wo es wohl nur zeitweise als Lunge fungirt, wird es noch durch einen einheitlichen, nur mit der Andeutung einer Längstheilung versehenen, in der ganzen Länge der Leibeshöhle dorsal gelagerten Sack gebildet, bei Lepidosiren und Protopterus ist es in zwei Hälften getheilt.

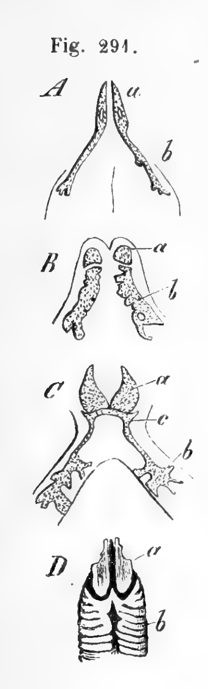
b) Lungen.

§ 408.

Mit der Ausbildung der respiratorischen Form der aus der primitiven Darmwand gesonderten pneumatischen Anhangsorgane entsteht an Stelle der unmittelbaren Einmündung in den Pharynx ein besonderes Canalsystem, die Luft aus- und einleitenden Apparate, welche zugleich mit den Lungen angelegt, zu complicirten Einrichtungen sich ausbilden. Während anfänglich die Lungen selbst die bedeutendsten Theile sind, nehmen allmählich jene Luftwege an Ausbildung zu, indem sie sich in mehrere mit neuen Functionen ausgestattete Abschnitte gliedern, unter denen ein stimmerzeugender Apparat die hervorragendste Rolle spielt.

Für die Differenzirung der Luftwege haben wir als Ausgangspunct einen kurzen, weiten, beide Lungen mit dem Pharynx verbindenden Canal. Dieser entfaltet bei grösserer Längenentwickelung in seinen Wandungen knorpelige Stützorgane und geht weitere Sonderungen ein, indem er sich in zwei zu den Lungen führende Aeste spaltet. Dann ist an den Luftwegen ein paariger und ein unpaariger Abschnitt zu unterscheiden. Als Stützorgane dieser bei den Amphibien meist sehr kurzen Luftwege erscheinen zwei seitliche Knorpelstreifen (Fig. 291. *A. a*), die auf den Anfang der Lungen (*b*) sich fortsetzen (Proteus); bei anderen (*B*) gliedern sich die oberen Enden (*a*) dieser beiden Stücke ab und bilden die Grundlage für einen besonderen Abschnitt, den wir nunmehr mit der Verrichtung der Stimmerzeugung betraut sehen und als Kehlkopf oder Stimmlade bezeichnen. Dadurch wird also ein Theil von den übrigen Luftwegen differenzirt und wäh-

rend die letzteren in dem unpaaren Abschnitte der Trachea und in dem paarigen, den Bronchen, mehr gleichartige Verhältnisse darbieten, ergeben sich für den Kehlkopf bedeutendere Verschiedenheiten. — Bei den Amphibien bilden jene beiden als Stellknorpel bezeichneten Knorpel (*a*) eine Stütze für zwei den Eingang zum Kehlkopf umschliessende Falten. Die durch Muskeln bewirkte Lageveränderung der Knorpel bedingt Oeffnung oder Schliessung des Eingangs zum Kehlkopfe. Sie sind daher auch functionell von grösserer Bedeutung als die mehr indifferenten als Stützen sich verhaltenden Theile. Jene Stellknorpel ruhen auf den vorderen Enden der beiden Längsknorpelleisten, welche durch quere, gegeneinander gerichtete Fortsätze ventralwärts sich verbinden und so bei vielen Amphibien einen unpaaren Abschnitt des Stimmladengerüstes entstehen lassen (Fig. 291. *C. c*).



Bei den Reptilien ist zwar die Verbindung der beiden Längsleisten vollständiger, allein durch den continuirlichen Zusammenhang derselben mit den Stellknorpeln wird besonders bei Schlangen der niedere Zustand ausgedrückt, doch ist bei anderen die Ablösung jener Knorpel (Fig. 291. *D. a*) vor sich gegangen; auch bei Sauriern besteht dies Verhalten, nur dass hier der die Stellknorpel tragende Abschnitt sich zu einem meist geschlossenen Ringe umgeformt hat. Dadurch wird ein zweiter Theil des Kehlkopfs als ringförmiger Knorpel unterscheidbar, der bereits bei den Amphibien (*C. c*) in Bildung begriffen ist. Bei Schildkröten und Crocodilen ist dieser schärfer vom Trachealskelet abgesetzt und erscheint mit seinem Vordertheile in beträchtlicher Verbreiterung. Nicht selten geben sich Andeutungen einer Zusammensetzung aus mehreren Knorpelringen an ihm zu erkennen. Bei den Vögeln wird dieses ringförmige Stück aus einem vorderen breiteren und zwei hinteren schmalen Theilen zusammengesetzt, auf welch' letzteren noch ein kleines aufsitzt, welches die Stellknorpel trägt.

Bei den Säugethieren endlich ist das grosse Ringstück der Reptilien in zwei Abschnitte getheilt, indem die vordere hohe Platte ein besonderes Stück, den Schildknorpel (Cart. thyreoïdes) vorstellt, während ein zweites, vorzüglich hinten sehr massives Stück ringförmig

Fig. 291. Knorpel des Kehlkopfs bei Amphibien und Reptilien. *A* von Proteus, *B* von Salamandra, *C* von Rana, *D* von Python. *a* Stellknorpel (Cartilago arytaenoides). *b* Stützknorpel, bei *A*. *B* und *C* das Skelet des unpaaren und paarigen Abschnittes der Luftwege bildend, bei *D* blos vom Anfange des unpaaren Abschnittes (der Trachea) dargestellt. (Nach Henle.)

bleibt (Cart. cricoïdes) und an seinem hinteren höheren Abschnitte die Stellknorpel (Cart. arytaenoïdes) trägt.

§ 409.

Diesem Kehlkopfskelete verbinden sich noch andere mehr oder minder zur Stimmerzeugung dienende Theile. Von solchen sind lateral im Eingange des Kehlkopfs gelagerte Schleimhautfalten bemerkenswerth, die bei straffer Ausspannung und Entfaltung von elastischem Gewebe zu Stimmbändern werden. Sie fassen eine Spalte zwischen sich, die Stimmritze, welche durch die Befestigung der Stimmbänder an die beweglichen Stellknorpel veränderlich ist. Stimmbänder finden sich bei den meisten Anuren und unter den Sauriern (Geckonen und Chamäleonten), dann bei den Crocodilen. Den Schlangen fehlen sie durchaus.

Bei den Vögeln liegt der Stimmapparat in dem unteren Abschnitte der Luftwege, dem sogenannten unteren Kehlkopf, welcher Einrichtung der Stimmbandmangel im eigentlichen Kehlkopfe entspricht. Unter den Säugethieren nur bei den Walthieren rückgebildet, bieten sie im Wesentlichsten Anschlüsse an die beim Menschen bekannten Einrichtungen.

Mit der Differenzirung einzelner Knorpelstücke aus dem ursprünglichen Laryngotrachealknorpel treten gesonderte Muskeln zur Bewegung der frei gewordenen Abschnitte auf. Diese sind bei den Reptilien durch einen Verengerer und Erweiterer vertreten, die auch mit einigen Modificationen bei den Vögeln vorkommen. Die Säugethiere bieten eine aus einer Differenzirung der bei Reptilien einfacheren Muskulatur hervorgegangene Complication dar, die theils in der Zahl, theils in der Anordnung der Muskeln sich ausspricht. Im Wesentlichen entsprechen sie jenen des Menschen.

Eine den Eingang zum Kehlkopf von vorn her überragende Vorsprungsbildung, als Kehldeckel oder Epiglottis bekannt, ist bei Reptilien nur durch einen vom Stützknorpel ausgehenden, zuweilen nicht unansehnlichen Fortsatz angedeutet, der auch bei Vögeln sehr entwickelt vorkommt. Doch besitzen manche derselben eine besondere Epiglottis, deren Knorpel mit dem Stützknorpel nur durch Naht verbunden ist. Diese Formen vermögen aber niemals den Eingang zum Kehlkopf vollständig zu decken. Vollständig getrennt ist der Epiglottisknorpel bei den Säugethieren, wo er einen beim Vorbeigleiten des Bissens über den Eingang zum Kehlkopf sich legenden Schutzapparat bildet. Bei den Sirenen erfährt er eine Rückbildung, während er bei den Walfischen zu einem langen rinnenförmigen Stücke umgestaltet ist, das mit den gleichfalls verlängerten Stellknorpeln einen an die hintere Nasenöffnung emporragenden Kegel bildet, durch welchen die Aufnahme und Ausströmung der Luft erfolgt.

Der vom Kehlkopf beginnende Abschnitt der Luftwege sondert sich bei einem Theile der Amphibien deutlicher in die Trachea und ihre beiden Aeste, die Bronchi, welche letztere unmittelbar in die Wandungen der Lungensäcke übergehen. Dahin erstrecken sich auch die Enden der Laryngotrachealknorpel bald als feine Ausläufer (Menobranchus, Menopoma), bald als breitere, seitliche Fortsätze aussendende Stücke (Bufo). Indem am vorderen Ende jener Leisten die Queräste gegeneinander wachsen (vergl. Fig. 291. *C. b*), stellen sich die Anfänge von Knorpelringen dar. Solche sind an der meist langen Trachea der Reptilien entwickelt, bald ungeschlossen, bald auch vollständig geschlossen. In der Verbindung der Ringe unter sich vermittelst Längsleisten, gibt sich bei Schlangen und Sauriern das primitive Verhalten zu erkennen.

Die Trachea der Vögel, immer durch beträchtliche Länge ausgezeichnet, bietet die Trennung der meist vollständig geschlossenen Ringe in ausgedehnterem Maasse. Denselben Bau besitzen die beiden Bronchi. An einzelnen Stellen finden sich an der Trachea nicht selten Erweiterungen (Schwimmvögel), sowie auch Abweichungen vom geraden Verlaufe bei manchen Vögeln vorkommen. So bei Penelopiden, manchen Schwänen und beim Kranich. Bei den letzteren wird eine Trachealschlinge sogar vom Brustbein umschlossen.

Am eigenthümlichsten erscheint die den Carinaten zukommende Bildung eines unteren Kehlkopfes, an welchem in der Regel das Ende der Trachea und die Anfänge der Bronchi betheiligt sind. Die Formveränderungen dieser Abschnitte bestehen in einer seitlichen Compression, oder in der Verschmelzung einiger Ringe des Trachealendes, welches durch eine vom Theilungswinkel der Bronchi vorspringende knöcherne Leiste (Steg) halbirt wird und die Trommel bildet. Vorne und hinten setzt sich der Steg bogenförmig nach abwärts fort und hält eine Schleimhautfalte wie in einem Rahmen ausgespannt (Membrana tympaniformis interna). Zwischen dem letzten Tracheal- und dem ersten Bronchalringe oder auch zwischen einem Paare von modificirten Bronchalringen spannt sich eine andere Membran aus, die bei Annäherung jener Ringe erschlaffend nach innen zu vorspringt (Membrana tympaniformis externa). Diese Membranen fungiren als Stimmbänder. Bei den Singvögeln tritt noch eine vom Stege sich erhebende Falte hinzu, als Fort-

Fig. 292.

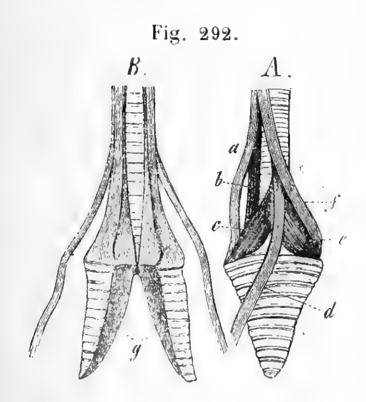


Fig. 292. Unterer Kehlkopf. Singmuskelapparat des Raben. *A* von der Seite, *B* von vorne gesehen. *a—f* Muskeln zur Bewegung des unteren Kehlkopfes. *g* Membrana tympaniformis.

setzung der Membrana tympaniformis interna. Durch die an beiden Bronchen vorhandenen Stimmmembranen wird eine doppelte Stimmritze begrenzt. Die Thätigkeit einer besonderen Muskulatur ändert sowohl den Spannungszustand der Stimmbänder mannichfach und verengert oder erweitert zugleich die Stimmritze. Mehrere Paare an die Luftröhre tretender Muskeln (Fig. 292. *d*) wirken als Niederzieher der ersteren und erschlaffen die Stimmbänder. Ausser diesen findet sich noch ein aus 5 bis 6 Paaren gebildeter Muskelapparat (Fig. 292. *a*—*f*), der den unteren Kehlkopf der Singvögel auszeichnet.

§ 410.

Die aus den Enden der Luftwege beginnenden Lungen erscheinen von den Amphibien an als Athmungswerkzeuge der höheren Wirbelthiere, wenn auch, wie bei allen Amphibien, entweder während des Larvenzustandes oder auch bleibend (Perennibranchiaten) noch Kiemen bestehen. In ihrem anatomischen Verhalten bieten sie eine Reihe ähnlicher Differenzirungen wie die zu ihnen führenden Luftwege, und an die Stelle einfacher Säcke treten allmählich complicirte Organe, an denen die respiratorische Fläche durch Bildung kleinerer Binnenräume fortschreitend vergrössert wird.

Unter den Amphibien schliessen sich die Lungen vollständig jenen der Dipnoï an; bei den Perennibranchiaten bietet ihre Innenfläche wenig Oberflächenvergrösserungen. Einfache, sehr lange, vorne wenig erweiterte, dagegen mit einer Erweiterung endende Schläuche stellen sie bei Proteus und Menobranchus vor. Bedeutender sind die maschenförmigen Vorsprünge an den Wänden der Lunge von Cryptobranchus, sehr gering dagegen bei Triton. Auch bei anderen Salamandrinen ist dies noch häufig der Fall, dagegen ist bei den Anuren eine Sonderung in kleinere Räume durch ein reiches Maschennetz aufgetreten und die Lunge wird dadurch geeignet, eine grössere Blutmenge dem Austausch der Gase auszusetzen. Dieses Verhältniss steigert sich bei den Reptilien. Obgleich viele, wie die meisten Saurier, sehr einfache Lungen besitzen, so ist doch sowohl bei Schlangen als bei Crocodilen und Schildkröten jede Lunge in eine Anzahl grösserer Abschnitte getheilt, die wieder in kleinere mehrfacher Ordnung zerfallen. Bei den Schlangen zeigen die Lungen durch ihre lange Gestalt eine Anpassung an die gestreckte Körperform, auf welche auch die in verschiedenem Maasse erscheinende Verkümmerung je einer Lunge bezogen werden muss. Die Verlängerung der Lunge ist von der Ausbildung einer Eigenthümlichkeit begleitet, dass nämlich der letzte meist beträchtlich ausgedehnte Abschnitt der Lunge unter Vereinfachung seines Baues nicht mehr respiratorisch ist. Solche aus der Athmungsfunction tretende Abschnitte kommen auch bei Sauriern vor, bei denen wie auch bei den Schlangen der vorderste über die Verbindungsstelle

mit den Luftwegen hinausragende Theil ein dichteres Maschenwerk trägt, während das hintere Ende nur geringe Binnenflächenvergrösserungen aufweist. Von diesem Abschnitte gehen bei den Chamäleonten sogar besondere Blindschläuche aus, die weit in die Leibeshöhle einragen und eine Einrichtung andeuten, welche, bei den Vögeln in andere functionelle Beziehungen tretend, zu hoher Entfaltung gelangt.

Hier entstehen während der Embryonalperiode gleichfalls zipfelförmige Verlängerungen an der Oberfläche der Lunge, die sich aber mit anderen Organen in Verbindung setzen und luftführende Hohlräume bilden. Dieser pneumatische Apparat wird schliesslich aus häutigen, zwischen die Eingeweide eingebetteten Säcken oder in die Skeletttheile eindringenden Schläuchen dargestellt. Wie im letzteren Falle mit dem Schwinden des Knochenmarks, an dessen Stelle lufthaltige Räume treten, eine bleibende Verringerung des specifischen Gewichtes des Thieres sich bildet, so kann durch die Füllung der zwischen die Eingeweide gelagerten Säcke eine vom Willen des Thieres abhängige Gewichtsminderung entstehen, die ebenso wie die erstere das Flugvermögen unterstützt.

Bezüglich des feineren Baues ist für die Lunge der Vögel eine Verbindung der feinsten Räume unter einander bemerkenswerth. Das Lungenparenchym besitzt eine spongiöse Beschaffenheit. Bei den Säugethieren dagegen ist der lappige Bau auf die kleinsten Abschnitte der Lunge fortgesetzt und gibt sich auch äusserlich in grösseren Lappen zu erkennen. Die Zahl der letzteren ist bei den Säugethieren sehr verschieden, meist sind sie an der rechten Lunge zahlreicher als an der linken.

In der Lagerung der Lungen ergeben sich bedeutendere Eigenthümlichkeiten. Während die Lungen der Amphibien sowie der Eidechsen und Schlangen in die Leibeshöhle ragen, sind sie bei den Schildkröten und Vögeln an die dorsale Wand des Thorax gelagert und werden an ihrer vorderen Fläche vom Peritonaeum überkleidet. Bei den Crocodilen liegt jede Lunge in einem Pleurasacke, von dem sie einen Ueberzug erhält, und ähnlich verhalten sich die Säugethiere, deren Lungen mit einem Pleuraüberzuge bedeckt, die seitlichen Hälften der Brusthöhle einnehmen.

Geschlechtsorgane.

§ 411.

Die Geschlechtsorgane scheiden sich in beiden Geschlechtern in die keimbereitenden Drüsen und in die Ausführwege der Geschlechtsproducte. Dazu treten noch mancherlei an den Mündungen der Ausführwege gebildete Theile, welche, grossentheils der Begattung dienend, als äussere Geschlechtsorgane bezeichnet werden. Den Keimdrüsen, Hoden und Ovarien, kommt eine von den Ausführ-

wegen gesonderte Bildungsstätte zu, so dass die Verbindung mit den letzteren secundärer Natur ist, und auch darin eine auf niedere Zustände verweisende Einrichtung nicht verkennen lässt. Beiderlei Organe nehmen ihre Entstehung an einer median von der Urniere gelegenen Stelle, welche von einer besonderen von dem übrigen Peritonealepithel verschiedenen Epithelschichte, dem Keimepithel, überzogen ist. Hier bilden sich — wenigstens bei den Amnioten — Einsenkungen des Epithels in das tiefere Bindegewebe, aus welchem allmählich sich abschnürende Schläuche hervorgehen, welche zu geschlossenen Follikeln umgebildet, in ihrem Innern eine Zelle zur Eizelle sich ausbilden lassen. Im Protoplasma sich sondernde Körnchen stellen den Dotter vor, der Kern das Keimbläschen, in dessen Innerm noch besondere Bildungen als Keimflecke vorkommen. Indem so das einen Theil der Wandung der Leibeshöhle auskleidende Keimepithel den Ausgangspunkt für die Entwickelung der Eier bildet, finden sich hierin Anschlüsse an die bei niederen Thieren (Würmern) bestehenden Einrichtungen vor. Diese Beziehungen sind noch deutlicher bei Amphioxus gegeben, dessen Eier ohne Follikelbildung entstehen. Die im Eifollikel um die Eizelle lagernden Zellen bleiben meist in indifferentem Verhalten und tragen zur Bildung einer das Ei umgebenden Membran, der Dotterhaut, bei. Von diesem allgemeinen Verhalten ergeben sich mancherlei mehr oder minder bedeutende Modificationen.

Dieselben betreffen theils das Ei, theils die dasselbe umgebenden Zellen des Follikels. Diese bilden unter gleichmässigem Wachsthume des Eies und des Follikels eine einfache epithelartige Schichte bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Bei den Säugethieren dagegen vermehren sie sich bei relativ klein bleibender Eizelle und füllen eine Zeit lang den grössten Theil des Follikels aus. Unter Vergrösserung des letzteren entsteht allmählich in dessen Innerem ein mit Fluidum gefüllter Raum, durch den die Zellschichte der Follikel an der Wandung sich ausbreitet (Membrana granulosa) und an einer etwas verdickten Stelle das Ei mit umschliesst.

Die die Eizelle betreffenden Veränderungen gehen vom Dotter aus, und sind von einer Volumszunahme des Eies begleitet. Dieses trifft sich schon bei Teleostiern, deren Dotterkörnchen häufig bedeutende Veränderungen eingehen. Aehnlich verhalten sich die Eier der Amphibien. In höherem Grade findet Vermehrung und eigenthümliche Differenzirung der Dotterkörnchen in den Eizellen der Selachier, Reptilien und Vögel statt, und verleiht dem Ei eine bedeutende Grösse. So sind also auch diese durch ihr Volum wie durch ihren Inhalt von den gewöhnlichen Formelementen sehr verschiedenem Gebilde von Zellen ableitbar, und entsprechen solchen noch in ihrem ausgebildetsten Zustande, indem zwischen den Massen der geformten Dotterbestandtheile Protoplasma und Kern (Keimbläschen) sich forterhält.

Den männlichen Keimdrüsen dient die mit dem Keimepithel

überkleidete Stelle gleichfalls als Bildungsstätte, aber es scheint, dass jenes Epithel nicht an dem Aufbau der Hoden direct betheiligt ist. Die erste Differenzirung der den Hoden zusammensetzenden Drüsenschläuche (Samencanälchen) ist noch unbekannt, denn die Annahme ihrer Entstehung aus einem Theile der Urniere führt die Schwierigkeit herbei, jene Hodenbildungen zu erklären, die keinerlei Verbindung mit der Urniere eingehen.

Durch Differenzirungsvorgänge des Epithels der Samencanälchen entstehen die Formelemente des Sperma.

Diese stellen bei allen Wirbelthieren bewegliche, von einem verschieden gestalteten dickern Theile, dem sogenannten Köpfchen ausgehende Fäden vor. Das Köpfchen ist bald scheibenförmig oder elliptisch, wie bei vielen Säugethieren und Fischen, oder es ist langgestreckt bei Selachiern, Amphibien, Vögeln. Bei letzteren häufig korkzieherartig gewunden. Eine undulirende Membran zeichnet die Samenfäden mancher Amphibien (Salamandrinen und Bombinator) aus.

§ 412.

Die einfachsten Verhältnisse des Geschlechtsapparates bieten die Acrania und die Cyclostomen, deren Keimdrüsen die einzigen hierher bezüglichen Organe sind. Die Ovarien erscheinen bei den Cyclostomen als paarige längs der Leibeshöhle sich erstreckende Lamellen, in denen die Eier entstehen. Aehnlich stellen sich die Hoden dar. Beiderlei Geschlechtsstoffe werden in die Leibeshöhle entleert, von wo sie durch den Abdominalporus nach aussen gelangen.

Die Gnathostomen haben dagegen die Urniere zu einem Ausführapparat der Geschlechtsorgane verwendet, welches Verhältniss in seinen wesentlichsten Zügen die folgende Darstellung gestattet. Der terminal mit einem abdominalen Ostium ausgestattete Urnierengang geht die bereits oben (S. 567) erwähnte Differenzirung ein, indem die Sammelröhren der Urniere nach und nach sich zu einem selbständigen, immer tiefer herab mit dem Urnierengange verbundenen Canale vereinigen, was endlich zur Bildung eines primären und eines secundären Urnierenganges führt. Der erstere, als Müller'scher Gang bezeichnet, fungirt beim weiblichen Geschlechtsapparate als Eileiter, Oviduct, und erhält sich auch häufig als rudimentäres Organ beim männlichen Apparate. Je nach Maassgabe der mehr oder minder vollständigen Sonderung jener Canäle fungirt eine grössere oder geringere Endstrecke des Urnierenganges sowohl als Ausführweg der Geschlechtsproducte wie als Harnleiter, bis mit der völligen Trennung sowohl Harn als Geschlechtsproducte besondere Ausfuhrbahnen erhalten.

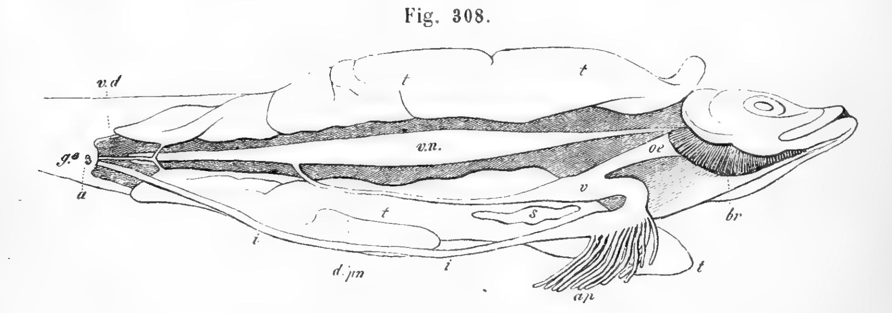
Die Urniere oder vielmehr ein Theil derselben empfängt beim männlichen Geschlechte Verbindungen mit dem Hoden, und jener zum Ausführwege des Sperma verwendete Abschnitt gestaltet sich bei grösserer

Sonderung zu einem Theile des Hodens, dem **Nebenhoden**, **Epididymis**, während der secundäre Urnierengang zum **Samenleiter**, **Vas deferens**, wird. Hier bestimmt wieder der Trennungsgrad des mit dem Hoden verbundenen Abschnittes der Urniere das grössere oder geringere Maass der Gemeinsamkeit der Ausführwege für Sperma und Harn. Wo die Urniere eine Rückbildung erleidet, bestehen beim männlichen Geschlechte Reste am Hoden, beim weiblichen in der Nähe des Eierstocks fort.

§ 413.

In grosser Mannichfaltigkeit und darin verschiedengradige Stufen der Differenzirung erkennen lassend, bestehen die Einrichtungen der Geschlechtsorgane der Fische, für welche zahlreiche Erscheinungen noch der Aufklärung harren. Anschlüsse an die niedersten Verhältnisse bieten sich für die weiblichen Organe mancher **Teleostier** (Salmonen) aus deren weit in die Leibeshöhle ragenden Ovarien die Eier in letztere gerathen und durch einen Porus abdominalis entleert werden. Dagegen sind die Hoden wie jene der meisten übrigen Teleostier mit Ausführgängen versehen, womit auch die meisten Ovarialbildungen übereinstimmen. Die keimbereitende Stätte dieser alsdann schlauchförmig gestalteten Geschlechtsorgane ist häufig auf eine Stelle des Schlauches beschränkt, und bildet von da aus je nach dem Ausbildungsgrade ihrer Producte eine mehr oder minder bedeutende Einragung. Die beiderseitigen Ausführgänge dieser Genitalschläuche verbinden sich zu

Fig. 308.



einem mit dem Genitalporus mündenden gemeinsamen Wege. Bei diesen Einrichtungen sind die Keimdrüsen nicht durch den ganzen Apparat, sondern nur durch die an der Innenwand der Schläuche vorragenden, oft gelappt oder auch ramificirt erscheinenden Keimstätten vorgestellt, deren Umhüllung wohl der die letzteren in sich aufnehmende und

Fig. 293. Geschlechtsorgane und Darmcanal von **Clupea harengus**. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *i* Darm. *a* Afteröffnung. *vn* Schwimmblase. *d.pn* Luftgang, derselben, in den Blindsack des Magens mündend. *s* Milz. *t t* Hoden. *vd* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *br* Kiemen. (Nach Brandt.)

sich schlauchförmig umgestaltende MÜLLER'sche Gang bildet, was übrigens noch ontogenetisch festzustellen ist.

Sicherer deutbar erscheinen die Verhältnisse der Ganoïden, deren Keimdrüsen der Ausführwege entbehren, und so ihre Producte in die Leibeshöhle gelangen lassen. Hier dient bestimmt ein dem MÜLLER'schen Gange homologer Apparat der Ausleitung, indem dem Harnleiter (secundären Urnierengang) ein meist kurzer mit trichterförmiger Oeffnung versehener Canal angefügt ist, der die Geschlechtsproducte aufnimmt. Harn- und Geschlechtswege sind somit eine Strecke weit gemeinsam.

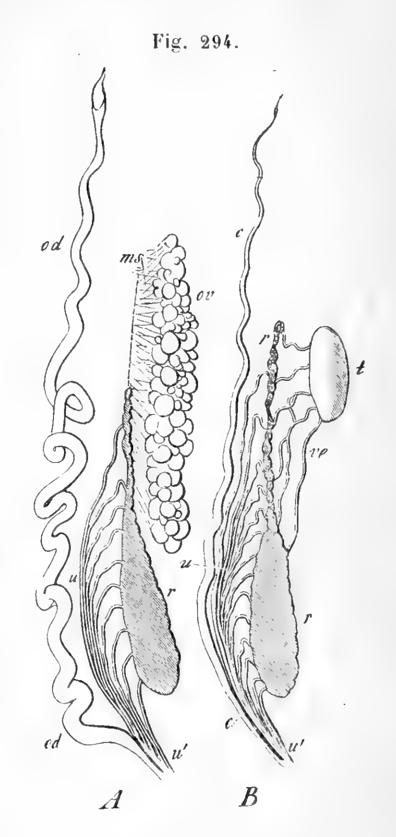
Unter den Selachiern werden gleichfalls noch jene niederen auf der Entleerung der Geschlechtsstoffe in die Leibeshöhle beruhenden Einrichtungen vereinzelt angetroffen (Scymnus borealis), wobei den Ovarien bei geringer Grösse der Eier zugleich eine bedeutende Ausdehnung zukommt. Bei den übrigen sind die in der Regel paarigen, ziemlich weit vorne liegenden Eierstöcke von geringerem Umfange. Die langen Oviducte bilden mit ihren unter einander verschmolzenen abdominalen Ostien eine weite, der bedeutenden Grösse der aufzunehmenden Eier entsprechende Trichtermündung. Das hintere Ende jedes Eileiters ist in einen durch grössere Weite und häufig auch durch stärkere Wandungen ausgezeichneten, bei den meisten als Uterus fungirenden Abschnitt differenzirt, der in die Cloake ausmündet. Die Sonderung eines drüsigen Abschnittes am Eileiter kommt den Selachiern wie den Chimären zu, deren Geschlechtsorgane wie auch jene der Dipnoï in den wesentlichsten Puncten übereinstimmen. Die männlichen Organe werden in diesen Abtheilungen durch meist kleine Hoden repräsentirt, deren Ausführgänge mit einem Nebenhoden in Verbindung stehen, so dass wohl ein Theil der Urniere sammt ihrem Ausführgange zum Geschlechtsapparate verwendet wird. Das Vas deferens begibt sich nach mehrfachen Windungen zur Cloake, nachdem es bei den Chimären mit dem anderseitigen sich verbunden hat, und dicht hinter der Cloake ausmündet. Theile der Hintergliedmaasse sind bei den Männchen der Selachier und Chimären in Begattungsorgane umgewandelt (S. 505).

§ 414.

Von grosser Bedeutung sind die Geschlechtsorgane der Amphibien, weil sich bezüglich der Bildung ihrer Ausführwege aus der Urniere Zustände herausstellen, die bei den Amnioten nur vorübergehende Einrichtungen sind. Sie stellen sich damit auf eine niedrige, in manchen Puncten selbst unterhalb jener der Selachier befindliche Stufe. Die Ovarien erscheinen als paarige, durch Peritoneallamellen an die Wirbelsäule befestigte Organe, die einen Hohlraum umschliessen. An ihrer Seite verlaufen die sehr weit vorne beginnenden Eileiter, die meist gewunden nach hinten treten, um nach Vereinigung mit den hier bleibend fungirenden secundären Urnierengängen in die Cloake zu mün-

den. Am bemerkenswerthesten erscheint der männliche Apparat durch die Vereinigung des Hodens (Fig. 294. *B t*) mit der Urniere (*r*), welche die Vasa efferentia testis (*ve*) aufnimmt. Diese Verbindung tritt an sehr verschiedenen Partieen ein; bald ist es der vorderste, bald der mittlere Abschnitt der Urniere, von jedem wieder bald grössere, bald kleinere Strecken, je nach der Zahl der bezüglichen Ausführgänge. Ein Theil der Urniere nimmt somit das aus dem Hoden tretende Sperma auf, indess ein anderer Abschnitt (der hintere) nur als Niere fungirt. Der Ausführgang (*u'*) der Urniere ist also zugleich Samenleiter, wie er beim weiblichen Geschlechte das Oviduct vorstellte. Je nachdem die Ausführcanäle der Urniere vereinzelt in den Urnierengang münden, oder unter einander verbunden erst in den letzten Abschnitt desselben sich einfügen (Fig. 294. *B*), erscheint der primäre Urnierengang in minderer oder grösserer Selbständigkeit. Im letzteren Falle hat er sich zu einem besonderen Canale gestaltet (Müller'scher Gang), indess ein secundärer Urnierengang (*u'*) durch die Verbindung der einzelnen Ausführcanäle (*u*) der Urniere hervorging. Jener Müller'sche Gang verläuft wie beim weiblichen Geschlechte weit nach vorne, dort einen feinen Faden bildend, der in der Regel des Lumens entbehrt. Häufig ist er mit einem rudimentären Drüsenknäuel in Zusammenhang, welches den vordersten Abschnitt der Urniere vorgestellt hatte.

Fig. 294.



Bei manchen Anuren erhält sich das Keimepithel in der Nähe der Hoden und lässt eiähnliche Zellen hervorgehen. Eine solche Schichte ist bei Bombinator oberflächlich eine Zeit lang erkennbar, und besteht auch bei Bufo cinereus am oberen Theile des Hodens fort.

Mit der Anlage der Keimdrüse steht ein in Fettzellen übergehendes Gewebe in Zusammenhang, bei den Urodelen einen schmalen, von der

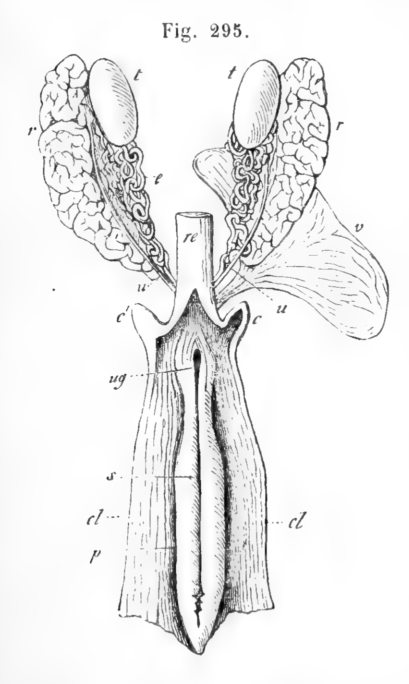
Fig. 294. Urogenitalorgane von Triton (schematisch). *A* Weibliche, *B* männliche Organe. *ov* Eierstock. *ms* Bauchfelllamelle (Mesoarium). *od* Oviduct. *t* Hoden. *ve* Vasa efferentia. *c* Müller'scher Gang (primitiver Urnierengang). *r* Urniere. *u* Ausführcanäle derselben, die sich bei *u'* zu einem gemeinsamen Canal (secundärer Urnierengang) vereinigen.

Keimdrüse aus sich nach vorne erstreckenden Längsstreif, bei den Anuren ein gelapptes frei in die Bauchhöhle vorragendes Organ bildend, dessen functionelle Bedeutung unbekannt ist. Wahrscheinlich fungirt es als Ablagerungsstätte überschüssigen Ernährungsmaterials, welches während des Winterschlafs der Thiere verbraucht wird.

§ 415.

Die Anordnung des Geschlechtsapparates der **Reptilien** und **Vögel** wiederholt in den Grundzügen das für die Selachier Geschilderte, und zeigt dabei eine Weiterentwickelung der bei den Amphibien bestehenden Einrichtungen. Die Ovarien lagern als traubige Gebilde vor der Wirbelsäule, oder ihr zur Seite, und bilden je nach dem Reifezustande der in dieser Abtheilung sehr voluminösen Eier verschieden grosse Organe. Bei den Schlangen passt sich die Lagerung der Ovarien an die langgestreckte Leibeshöhle an, indem sie auf verschiedene Höhen vertheilt sind. Das rechte grössere liegt meist vor dem linken. Die Vögel bieten eine Verkümmerung des rechten Eierstockes dar. Gleichmässig mit dem linken angelegt, bleibt er, indess der linke sich ausbildet, auf niederer Stufe stehen, und kann endlich ganz verschwinden. Wo er, wie bei einigen Tagraubvögeln, fortbesteht, gelangen seine Eier nicht zur Reife.

Fig. 295.



Die Oviducte entstehen als MÜLLER'sche Gänge in einer frühen Embryonalperiode aus dem Keimepithel, welches zuerst eine Rinne, dann einen Canal formirt, dessen offen bleibender Theil das Ostium abdominale vorstellt. In der Ontogenese hat sich demnach eine Veränderung vollzogen, welche aus einer bereits seit langem erworbenen grossen Selbständigkeit der MÜLLER'schen Gänge sich erklärt. Im ausgebildeten Zustande stellen die Eileiter ansehnliche, meist gewunden verlaufende Canäle vor, die mit weitem abdominalen Ostium beginnen. Die

Fig. 295. Harn- und Geschlechtsorgane einer Schildkröte (Chelydra serpentina). *r* Nieren. *u* Harnleiter. *v* Blase. *t* Hoden. *e* Nebenhoden und Vas deferens. *ug* Oeffnung des Urogenitalsinus in die Cloake. *cl* Cloake, von hinten geöffnet. *p* Ruthe. *s* Ruthenfurche. *re* Enddarm. *c c'* Blindsäcke der Cloake (Bursae anales).

Schleimhautauskleidung bietet zahlreiche Längsfalten und ist am unteren auch mit stärkerer Muskelwand versehenen Abschnitte vom übrigen längeren Theile verschieden, besonders bei Vögeln durch bedeutendere Falten- und Zottenbildung ausgezeichnet. Diese Differenzirung des Eileiters entspricht der Verschiedenheit der Function der einzelnen Strecken, von denen die längere vordere das Eiweiss secernirt, indess vom dickwandigeren Endstücke die Eischale gebildet wird. Dieser Abschnitt verbindet sich mittels einer kurzen engeren Strecke mit der Cloake. Der Rückbildung des rechtsseitigen Eierstockes entspricht bei den Vögeln die Rückbildung des gleichseitigen Oviductes, von welchem nicht selten Reste des unteren Endes in der Nähe der Cloake angetroffen werden. Während Schlangen und Eidechsen mit den Vögeln die Ausmündungsstellen der Oviducte gemein haben, findet bei den Schildkröten die Mündung in den Hals der sogenannten Harnblase statt, der dadurch einen Sinus genitalis bildet. Bei manchen Schlangen nimmt eine Ausstülpung der hinteren Cloakenwand die Ostien der Oviducte auf. — Hinter den Ovarien erhält sich (bei Eidechsen und Vögeln beobachtet) ein Rest der Urniere.

Vom männlichen Apparate lagern die meist ovalen Hoden durch eine Bauchfellfalte befestigt an der Wirbelsäule, bald vor, bald nach innen von den Nieren. Ihr Volum steht mit dem Zustande ihrer Function in engem Connex, was besonders bei den Vögeln hervortritt. Bei den Schlangen nehmen sie eine den Ovarien entsprechende Lagerung ein. Die Vasa efferentia begeben sich zu einem meist nur aus wenigen Canälen bestehenden Nebenhoden, von dem ein Vas deferens sich zur Cloake erstreckt. In geradem Verlaufe findet es sich bei Crocodilen, zahlreiche kleinere Windungen beschreibt es bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln, indess es bei den Schildkröten (Fig. 295. *e*) ein Convolut von Windungen darstellt. Sein Endabschnitt ist bei manchen Sauriern und Vögeln, sowie bei den Crocodilen erweitert.

Bezüglich der Ausmündung ist wiederum ein übereinstimmendes Verhalten aufzuführen. Die Vasa deferentia münden bei Eidechsen noch mit dem Harnleiter verbunden in die Cloake aus, bei den Cheloniern in einen Sinus urogenitalis, der durch den Hals der Harnblase gebildet wird. Die Ausmündestelle jedes Samenleiters befindet sich zuweilen auf einer papillenartigen Vorragung (Eidechsen, Vögel).

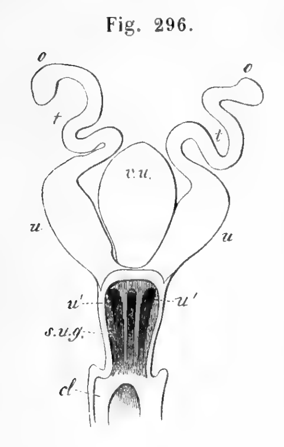
Vom Müller'schen Gange besteht ein Rudiment in Gestalt eines vom vorderen Ende des Nebenhodens nach vorn verlaufenden Fadens (Eidechsen), sowie auch noch Reste des nicht zum Nebenhoden verwendeten Theiles des vorderen Abschnittes der Urniere zu erkennen sind.

§ 416.

Bei den Säugethieren erleidet der Geschlechtsapparat durch Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Ausführgänge und durch das

Auftreten zahlreicher accessorischer Gebilde bedeutende Veränderungen. Beim weiblichen Apparate stehen diese zum grossen Theile mit den vom Embryo zum mütterlichen Organismus gewonnenen Beziehungen im Zusammenhang. Die geringe Ausprägung der letzteren bei Monotremen bedingt daher mindere Modificationen, und damit zugleich directe Anschlüsse an die niederen Abtheilungen der Wirbelthiere, speciell an Reptilien und Vögel. Jeder der beiden Müller'schen Gänge wandelt sich zu einem Canale um, der, von dem der andern Seite getrennt, in einen mit der Cloake communicirenden Sinus urogenitalis mündet. Jeder dieser Canäle beginnt mit einer das betreffende Ovarium umfassenden Erweiterung und stellt einen gewundenen Eileiter (Fig. 296. *t*) vor, indess sein unteres Ende, durch dickere Muskelwand ausgezeichnet, einen Uterus (*u*) bildet. Zwei Uteri münden also selbstständig in den Sinus urogenitalis (*s.u.g.*).

Fig. 296.



Bei den Beutelthieren tritt eine äusserliche Verbindung der beiderseitigen Müller'schen Gänge auf, von denen jeder am paarigen Abschnitte Uterus, Eileiter, sowie eine Scheide hervorgehen (Didelphys) lässt, oder sie vereinigen ihre Lumina in einen gemeinsamen Hohlraum, von dem aus sie wieder getrennt zum Sinus urogenitalis verlaufen, um, nur auf einer ganz kurzen Strecke vereint, in diesen zu münden. Daraus geht eine eigenthümliche Anordnung hervor (Halmaturus). Der mit einem sehr weiten Orificium abdominale beginnende obere Abschnitt bildet ein Oviduct, indess der untere dickwandige einen Uterus vorstellt. Jeder der beiden Uteri mündet mit einem papillenartigen Vorsprung in den äusserlich gemeinsamen Abschnitt, der durch die Vereinigung der beiden Müller'schen Gänge entstand. Von diesem nach hinten zu ausgesackten und innerlich durch eine mediane Scheidewand getheilten, oder in manchen Fällen auch ungetheilten Raume (Scheidenblindsack) gehen nunmehr getrennt bleibende Abschnitte der Müller'schen Gänge als »Scheidencanäle« ab, und verlaufen henkelförmig gekrümmt zum Sinus urogenitalis. Dieser Scheidenabschnitt der Ausführwege ist demnach eine neue, bei den Monotremen nur durch eine ganz kurze Strecke angedeutete Differenzirung.

Fig. 296. Weibliche Geschlechtswerkzeuge von Ornithorhynchus. O Ovarium mit der Peritonealtasche. *t* Eileiter. *u* Uterus. *u'* Stelle, in welcher oben das Ostium des Uterus einragt und dicht darunter die Mündung des Uretors. *vu* Harnblase. *sug* Sinus urogenitalis. *cl* Cloake.

§ 417.

Bei den placentalen Säugethieren werden die Urnierengänge mit den Müller'schen Gängen zu einem gemeinsamen Strange (Genitalstrang) verbunden, und zwar in Folge einer Anpassung an die durch den Verlauf der Nabelarterien gebotene Form des Beckenraums.

Die bei Halmaturus ausgebildete Verbindung der Derivate der Müller'schen Gänge auf der Mitte ihres Verlaufs kommt bei placentalen Säugethieren während der Embryonalperiode an den Müller'schen Gängen vor, und verweist dadurch auf engere Beziehungen zu den Marsupialien. Wie bei den letzteren treten die Urnierengänge eine Rückbildung an, so dass sich nur Reste davon erhalten, indess die Müller'schen Gänge sich fortbilden. An ihnen bildet sich eine Strecke weit eine Verschmelzung der Lumina, die vor und hinter dieser Stelle getrennt sind, und darin liegt die Andeutung des gemeinsamen Sackes, der bei Beutelthieren die Scheidencanäle absendet. Die Verschmelzung der Lumina schreitet aber bei den placentalen Säugethieren gegen das Ende des Genitalstranges vor, und formt damit einen einfachen Canal (Canalis genitalis), der in den Sinus urogenitalis sich öffnet. Somit bestehen zwei von einander getrennt beginnende, aber dann in einen mehr oder minder langen, unpaaren Abschnitt zusammentretende Canäle, die aus den anfänglich ganz getrennten Müller'schen Gängen hervorgingen. Durch verschiedenartige Differenzirung der Wandung einzelner Abschnitte entstehen die bereits bei den Beutelthieren unterschiedenen Theile, welche wesentlich nur durch die grössere oder geringere Ausdehnung der Duplicität bedeutendere Verschiedenheiten darbieten. Dem durch die Beziehungen zur Frucht vielen Anpassungen unterworfenen Uterus fallen die meisten Variationen zu. Zwei völlig getrennte Uteri münden in eine Scheide bei vielen Nagern (Lepus, Sciurus, Hydrochoerus etc.) und bei Orycteropus. Bei anderen Nagethieren vereinigen sich beide Uteri nur auf einer kleinen Strecke zu einer gemeinsamen Ausmündung in die Scheide (z. B. Cavia, Coelogenys, Mus). Daraus gehen die Verhältnisse des Uterus der Insectivoren, Carnivoren, Cetaceen und Ungulaten hervor, bei denen ein einfacher Uterus in zwei getrennte Hörner ausläuft, die in die Oviducte sich fortsetzen. Unter Verlängerung des gemeinsamen Uteruskörpers erscheinen die Hörner verkürzt bei den Chiropteren und Prosimiae, und bei den Affen ist wie beim Menschen ein einfacher Uterus vorhanden, der jederseits einen Eileiter aufnimmt. Wie die Länge der Hörner des Uterus oder jene des gemeinsamen Uteruskörpers sich sehr verschieden zeigt, so variirt auch die Länge der Scheide, deren Schleimhaut mannichfache Modificationen bietet. Eine Strecke weit behält sie bei manchen Nagern (Lagostomus) die primitive Duplicität. Ihre Mündungsstelle in den Sinus urogenitalis ist zuweilen durch eine vergängliche, als Scheidenklappe (Hymen) unterschiedene Schleimhautfalte ausge-

zeichnet. Sie ist bei Wiederkäuern, Carnivoren u. A. beobachtet, bietet aber erst bei den Affen die beim Menschen vorkommenden Verhältnisse.

Die meist weniger umfänglichen Ovarien besitzen je nach dem Verhalten der Eifollikel zum Stroma ovarii mannichfache Verhältnisse. Bei sehr vielen Säugethieren bieten sie eine traubige Form. Ihre primitive Lagerung bewahren sie selten, meist rücken sie weiter gegen das kleine Becken hin oder treten mit den Eileitern sogar vollständig in dieses ein. Zu den letzteren, oder vielmehr zu deren trichterförmig erweitertem Ostium abdominale besitzen sie immer nahe Beziehungen, indem ein Fortsatz des Ostiumrandes sich zum Ovar erstreckt. Die die Ovarien wie auch die Eileiter tragenden Bauchfellduplicaturen (Ligg. uteri latae) bilden nicht selten das Eileiterostium mit dem Ovar umschliessende Taschen (z. B. bei Carnivoren).

Von den Urnieren und ihren in den Genitalstrang mit eingeschlossenen Ausführgängen erhalten sich Reste an der Seite des Uterus oder in den die Ovarien mit dem Uterus verbindenden Peritonealduplicaturen. Die Urnierengänge bilden die sogenannten Gartner'schen Canäle, die, bei Echidna die Uteri begleitend, in den Sinus urogenitalis münden, sonst nur auf Strecken bestehen. Ein in der Nähe der Ovarien liegendes Urnierenrudiment entbehrt der functionellen Beziehungen zum Geschlechtsapparate und wird seiner Lagerung wegen als Nebeneierstock bezeichnet.

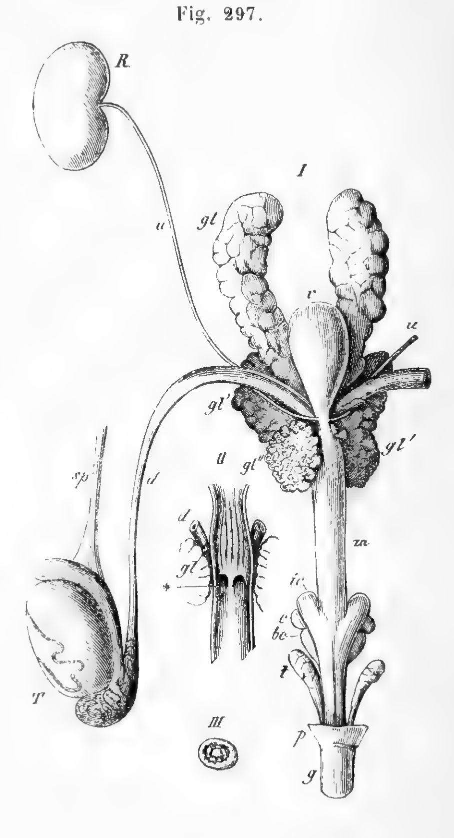
§ 418.

Am männlichen Geschlechtsapparate der Säugethiere finden sich die Hoden anfänglich in gleicher Lage wie die Ovarien, am inneren Rande der Urnieren. Vom Urnierengange aus erstreckt sich ein Strang zur Leistengegend der Bauchwand (Leitband). Nach erfolgter Verbindung der Urnieren mit dem Hoden stellen erstere den Nebenhoden vor, der fast immer von grösserem Umfange ist als bei Reptilien und Vögeln. Der Urnierengang, wie beim weiblichen Geschlechte mit dem Müller'schen Gange zu einem Genitalstrang verbunden, welcher zu dem aus dem untersten Abschnitte der Allantois entstandenen Sinus urogenitalis tritt, bildet das Vas deferens, indess der Müller'sche Gang verkümmert, und meist nur mit seinem Endabschnitte in ein bleibendes, einem Sinus genitalis entsprechendes Organ übergeht, dessen Oeffnung in den Canalis urogenitalis zwischen den Mündestellen der Samenleiter liegt.

Der in dieser Weise gestaltete Apparat zeigt an allen seinen Theilen mannichfache Modificationen. Die Hoden bleiben nur bei den Monotremen fast ganz in ihrem ursprünglichen Lagerungsverhältnisse vor den Nieren. Wenig nach abwärts gerückt oder unterhalb der Nieren gelagert sind sie bei den Walthieren, bei Hyrax, beim Elephanten und

verschiedenen Edentaten zu treffen. Bei Anderen sind sie in die Leistengegend der Bauchwand gerückt, durch welche sie hindurchtreten (bei vielen Nagern, den Kamelen, und manchen Carnivoren [Lutra, Viverra]). Endlich gelangen sie bei Anderen durch den Leistencanal weiter von der Bauchwand herab in eine vom Integumente gebildete Aussackung, das Scrotum. Der bei der Wanderung des Hodens in das Scrotum, von dem mit dem herabsteigenden Hoden auswachsenden Peritonaeum gebildete Raum (Canalis vaginalis) bleibt bei den meisten Säugethieren offen, und lässt so einen den Hoden umgebenden Hohlraum mit der Bauchhöhle communiciren. Mit dem Herabsteigen des Hodens durch den Leistencanal hat derselbe Theile der Bauchwand vor sich hergestülpt, von denen eine vom Musculus obliquus internus stammende Partie als Musculus cremaster bemerkenswerth ist. Bei offen bleibendem Scheidencanal vermag der Hoden wieder in die Bauchhöhle zurückzutreten, was bei vielen Säugethieren gewöhnlich zur Brunstzeit eintritt (z. B. bei Marsupialien, Nagern, Chiroptern, Insectivoren u. A.).

Fig. 297.



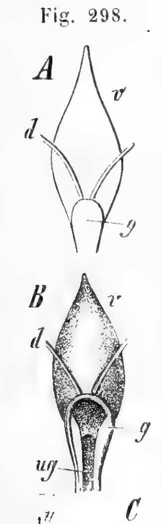
Das untere Ende des Vas deferens (Fig. 297. *d*) erhält sich einfach bei Monotremen und Beutelthieren, Carnivoren und Cetaceen. Sonst gehen von ihm Drüsenbildungen aus, die man als »Samenblasen« bezeichnet, weil sie zuweilen als Receptacula seminis zu fungiren scheinen (Fig. 297. *gl*). Diese Organe sind sehr entwickelt bei Insectivoren und vielen Nagern, bei ersteren häufig in mehrere

Fig. 297. *I.* Harn- und Geschlechtsorgane von Cricetus vulgaris. *R* Niere *u* Ureter. *v* Harnblase. *T* Hoden. *Sp* Vasa spermatica. *d* Vas deferens. *gl* Samenbläschen. *gl' gl''* Prostatadrüsen. *m* Muskulöser Theil des Sinus urogenitalis. *ic* Corpus cavernosum penis. *bc* Corp. cav. urethrae. *c* Cowper'sche Drüsen. *t* Tyson'sche Drüsen. *p* Praeputium. *g* Glans penis. *II.* Blasenhals und Anfang des Sinus urogenitalis von vorne geöffnet dargestellt. *Mündung der Ductus ejaculatorii. *III* Glans penis von vorne gesehen.

grosse Lappen getheilt, bei letzteren mehr durch Länge und Ausbuchtungen ausgezeichnet. Auch bei vorhandenen Samenblasen empfängt der Endabschnitt des Vas deferens häufig durch drüsig gebaute Ausbuchtungen neue Complicationen.

Ausser den Samenleitern, deren die Samenbläschen aufnehmender kurzer Endabschnitt als Ductus ejaculatorius bezeichnet wird, münden bei manchen Säugethieren bereits vorhin erwähnte Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis ein. Sie bestehen entweder aus einer einfachen oder paarigen, oder in zwei Canäle auslaufenden Ausbuchtung, die einem rudimentären weiblichen Sinus genitalis oder vielmehr dem Scheidentheil desselben entspricht, daher ihre Bezeichnung als Uterus masculinus wenig genau ist. Zuweilen ist ein Abschnitt davon dem männlichen Sinus genitalis angehörig, indem die Samenleiter in ihm zur Ausmündung gelangen. Am ansehnlichsten sind diese Gebilde bei Nagern, doch fehlen sie auch Anderen nicht ganz, und werden beim Menschen durch die Vesicula prostatica vorgestellt.

Fig. 298.



Der diese Organe aufnehmende Abschnitt des Canalis urogenitalis entfaltet noch andere Theile drüsiger Natur (Prostata-Drüsen), durch welche mehrfache Modificationen hervorgehen. Die Drüsen können einen bedeutenden Umfang erreichen, als paarige gelappte Bildungen sich darstellen (Nager, Elephant, Insectivoren [Fig. 297. *gl' gl''*]), oder sie sind durch zahlreiche kleinere Schläuche gebildet, die in einer der Wandung des Canalis urogenitalis angefügten Masse vereinigt sind. Sie werden dann durch eine Schichte glatter Muskelfasern überzogen, welche bei dem Vorkommen grösserer Drüsenpaare theils diese selbst überzieht, theils der Wand des bezüglichen Abschnittes des Urogenitalcanals unmittelbar aufgelagert ist, und bald nur den hinteren Abschnitt einnimmt, bald ringförmig den Anfang des Canalis urogenitalis umfasst.

§ 419.

Die Vereinigung der Ausführwege des Harn- und Geschlechtsapparates mit dem Endstücke des Darmcanals in dem bereits oben (S. 599) als »Cloake« bezeichneten Raum findet sich in den unteren Abtheilungen verbreitet, ist aber wohl kaum als ein primitiver Zustand anzu-

Fig. 298. Canalis urogenitalis mit der Harnblase und dem sogenannten Uterus masculinus von Lepus cuniculus. *A* Von hinten. *B* Hintere Wand des Uterus masculinus geöffnet. *C* Seitliche Ansicht. *v* Harnblase. *u* Ureter. *d* Samenleiter. *g* Sinus genitalis. *ug* Canalis urogenitalis.

sehen, vielmehr dürfte als solcher die getrennte Ausmündung der Urogenitalorgane und des Tractus intestinalis gelten, wie sie bei Cyclostomen, Ganoïden und Teleostiern besteht. Die Afteröffnung findet sich da vor den Urogenitalmündungen gelagert, doch kommt, besonders bei Ganoïden deutlich, eine diese Oeffnungen aufnehmende Vertiefung zu Stande, welche bereits die Andeutung einer Cloake abgibt. Diese ist bei den Selachiern ausgeprägt, und die sonst hinter der Afteröffnung liegenden Mündestellen des Urogenitalapparates finden sich hier an der dorsalen Wand der Cloake.

Dieses Verhältniss bleibt von da an allgemein, und eine Cloake besteht bei Amphibien, Reptilien und Vögeln in ziemlich gleichmässigem Verhalten, bei den letzteren mit einer der Hinterwand angefügten Ausstülpung, der Bursa Fabricii, ausgestattet. Für die Säugethiere muss die Cloake gleichfalls als ein gemeinsames Erbstück gelten, das aber nur bei den Monotremen wenig modificirt fortbesteht, indess es bei den übrigen wichtige Umbildungen eingeht. Von diesen ist die schon bei den Amphibien spurweise beginnende Betheiligung an der Sonderung der Begattungsorgane bemerkenswerth, und den Abschluss dieser Vorgänge bildet die Herstellung einer vom After gesonderten Urogenitalöffnung. Von anderen von der Cloake aus differenzirten Organen muss die Allantois hervorgehoben werden, welche von der Vorderwand der Cloake resp. des sie darstellenden Theils der primitiven Enddarmhöhle entsteht. Bei Lepidosiren und den Amphibien bildet dieses Organ ein durch einen kurzen Stiel von der vorderen Cloakenwand entspringendes, bei den letzteren meist in zwei vordere Fortsätze verlaufendes Gebilde, welches frei in der Leibeshöhle liegt. Man bezeichnet es als »Harnblase«, als welche es auch zu fungiren scheint, obschon die Ureteren entfernter von ihm münden. Auf seinen dünnen Wandungen verbreiten sich Blutgefässe, davon die Arterien von jenen des Beckens stammen, die Venen zur Pfortader gehen.

Bei den Amnioten empfängt dies Organ während der embryonalen Entwickelung eine bedeutende Ausbildung, und wird zu einem voluminösen, weit über die Embryonalanlage hinauswachsenden und eine reiche Gefässverzweigung tragenden Sacke, welcher den vom Amnion umschlossenen Embryo umhüllt. Bei den Reptilien und Vögeln bildet er sich allmählich mit dem Schlusse der Bauchwand zurück und verschwindet gänzlich. Nur bei den Eidechsen und Schildkröten erhält sich der in der Bauchhöhle befindliche Theil der Allantois, und erweitert sich zu einem nach beiden Seiten ausgebuchteten Sacke (Fig. 295. *v*), der dann ähnlich wie bei den Amphibien sich verhält.

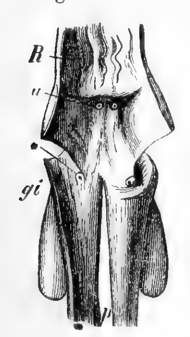
Anders gestaltet sich dieses Organ bei den Säugethieren in seinen Beziehungen zum sich entwickelnden Organismus. Es wächst wie bei Reptilien und Vögeln zu einer Blase aus, die durch einen engen, im Nabelstrange verlaufenden Stiel mit der Beckendarmhöhle communicirt. Der in der Leibeshöhle verlaufende Abschnitt des Stieles (Urachus)

wandelt sich zum Theil in ein Ligament (Lig. vesico-umbilicale medium), zum Theil in die Harnblase und zum Theil in einen Sinus urogenitalis (vergl. darüber bei den Harn- und Geschlechtsorganen) um, indem die Mündungen der Geschlechtsausführwege auf ihn übertreten. Bei Monotremen und Marsupialien scheint der peripherische Abschnitt sich ähnlich wie bei Reptilien und Vögeln zu verhalten, indess er bei anderen Säugethieren zur Bildung des »Chorion« beiträgt, welches sich vermittelst zottenartiger Erhebungen mit der Schleimhaut des Uterus verbindet. Durch weitere Entwickelung jener blutgefässhaltigen Zotten kommt fötales Blut zur peripherischen Vertheilung in dem von der Allantois gebildeten Chorion und tritt in Wechselwirkung mit dem in der Uterusschleimhaut vertheilten Blute, mit dem es einen Austausch von Stoffen eingeht. Durch innigere Verbindung mit Abschnitten der Uterusschleimhaut kommt es zur Bildung einer Placenta, bei der wieder je nach der Art und Ausdehnung der Verbindung des Chorion mit der Uterusschleimhaut und nach den Modificationen der letzteren mannichfache Verschiedenheiten entstehen.

§ 420.

Eine andere Reihe von Differenzirungsproducten der Cloakenwand stellen die Begattungsorgane vor. Während bei Fischen (Selachiern) dem Geschlechtsapparate ursprünglich fremde Organe — Abschnitte der Hintergliedmaassen — zu Organen der geschlechtlichen Copula verwendet werden, und sich dem entsprechend modificiren (S 505), beginnt bei den Amphibien durch eine innerhalb der Cloake vorragende Papille spurweise angedeutet, die Differenzirung jener Organe bei den Amnioten. Die betreffenden Theile sind nach zwei Grundformen zu unterscheiden, davon eine die Organe mit der hinteren Cloakenwand in Verbindung zeigt, die andere dagegen mit der vorderen.

Fig. 299.



Die eine davon herrscht bei Eidechsen und Schlangen. Die Begattungsorgane erscheinen zuerst als äussere Anhänge dicht hinter der Cloake und werden später schlauchförmig eingestülpt, um erst bei der Begattung hervorzutreten. Im ausgestülpten Zustande läuft jedes dieser Organe in zwei mehr oder minder stumpfe Enden von verschiedener Gestaltung aus. Auf der lateralen Seite verläuft eine etwas spiralig nach hinten, dann median gerichtete Rinne von der Cloake her und dient zur Ueberleitung des Sperma. Von den Muskeln sind die am blinden

Fig. 299. Cloake von Python, von vorne her geöffnet. *R* Enddarm. *u* Ureterenmündungen. *gi* Drüsenschläuche, bei * ausmündend, in den Anfang der Penisschläuche *p*, davon der eine der Länge nach geöffnet ist.

Ende der Schläuche inserirten Rückzieher der ausgestülpten Organe die ansehnlichsten. Nahe an der Wurzel der Schläuche münden Drüsen (*gi.*) aus.

Die zweite Grundform umfasst mehrfach verschiedene aber stets von der vorderen Cloakenwand ausgehende Bildungen, die als Modificationen der gleichen Einrichtung anzusehen sind.

Eine Form dieser Organe findet sich bei den meisten Ratiten, dann bei Penelopiden und Schwimmvögeln (Anser) und besteht in einem ausstülpbaren durch zwei fibröse Körper gestützten Rohre, welches ausgestülpt eine aus der Cloake leitende Rinne bildet. Ein elastisches Band bewirkt die Retraction des bei der Erection des Organes ausgestülpten Endstückes.

Eine zweite Form ist bei Schildkröten und Crocodilen sowie bei Struthio repräsentirt, und wird durch die mangelnde Ausstülpbarkeit von der vorigen unterschieden. Das Organ hat gleichfalls zwei fibröse Körper zur Grundlage, die eng mit einander verbunden von Schleimhaut überkleidet sind. (Fig. 295. *p*). An der dorsalen Fläche befindet sich zwischen beiden eine Rinne (*s*), die bei Crocodilen und Schildkröten am Anfange, beim Strausse längs ihrer ganzen Ausdehnung mit cavernösem Gewebe ausgekleidet erscheint. Indem dieses Gewebe vorn am Ende der fibrösen Körper (beim Strausse aus der Fortsetzung eines elastischen dritten Körpers, der unter den beiden fibrösen liegt, hervorgegangen) reichlicher wird, bildet sich ein schwellbarer Wulst, der eine Ruthe vorstellt. Besondere an die fibrösen Körper sich inserirende Muskeln wirken als Rückzieher der Ruthe, die bei Struthio noch eigene Hebemuskeln besitzt und in einer Ausbuchtung der Cloake geborgen wird.

§ 424.

Der zweiten Grundform gehören endlich noch die Begattungsorgane der Säugethiere an, von denen die Monotremen sich schärfer von den übrigen sondern. Ihre Begattungsorgane bestehen aus einem, von zwei Schwellkörpern gebildeten kurzen Penis, der in einer in die Cloake einmündenden Tasche liegt, vermittelst eines Muskels dem Urogenitalcanal genähert werden, und durch eine an seiner Wurzel in der Nähe der Ausmündung des Sinus urogenitalis in die Cloake befindliche Oeffnung das Sperma aufnehmen kann. So tritt er, aus einer einseitigen Differenzirung eines Theiles der Cloakenwand hervorgegangen, ausschliesslich in Beziehungen zum Geschlechtsapparate, indess der Harn durch die Cloake seinen Abfluss findet.

Mit der Sonderung der Cloakenmündung in zwei Oeffnungen treten die Begattungsorgane in engere Beziehungen zum Sinus urogenitalis. Während des embryonalen Zustandes beginnt um die Cloakenöffnung eine Falte sich zu erheben, und an der vorderen Wand der Cloake wächst ein, auf seiner gegen die Cloake gerichteten Fläche die

Mündung des Canalis urogenitalis tragender Höcker hervor, der mit der Ruthe der Crocodile und Schildkröten im wesentlichsten Verhalten übereinstimmt, und auf seiner hintern Fläche eine zur Mündung des Urogenitalcanals führende Rinne trägt. Bei fortschreitendem Wachsthume des Embryo wird die Cloake seichter, und die Scheidewand zwischen der Oeffnung des Enddarms und dem aus dem unteren Ende des Urachus gebildeten Canalis urogenitalis tritt schärfer hervor, und endlich finden sich die früher im Grunde der Cloake befindlichen Oeffnungen an der Oberfläche. — Die vordere an der Basis des Genitalhöckers gelegene Spalte bildet die Mündung des Sinus urogenitalis, die hintere Oeffnung stellt den Anus vor. Bei vielen Säugethieren bleiben beide Oeffnungen nahe bei einander und werden sogar noch von gemeinsamer Hautfalte umzogen, und beim weiblichen Geschlechte bildet die Nachbarschaft beider Orificien die Regel. Am meisten ist dies bei Beutelthieren (wo noch ein gemeinsamer Sphincter für Anus und Urogenitalöffnung besteht) und bei Nagern der Fall, findet sich bei diesen sogar noch beim männlichen Geschlechte verbreitet.

§ 422.

Der Sinus urogenitalis bietet in beiden Geschlechtern verschiedene, den Functionen des betreffenden Geschlechts angepasste Ausbildungszustände. Beim männlichen Geschlechte wächst der Sinus urogenitalis mit dem Genitalhöcker in einen engeren, aber meist langen Canal (die sogenannte Harnröhre, Urethra) aus, mit dessen Wandungen sich Schwellorgane verbinden und den Penis vorstellen. Sowohl für dieses Organ als für seine Schwellkörper bestehen beim weiblichen Geschlechte die gleichen nur minder mächtig entwickelten Theile, durch welche ein dem Penis entsprechendes Organ, die Clitoris gebildet wird.

Die Schwellorgane werden bei den Beutelthieren durch zwei aus dem Genitalhöcker hervorgegangene, den Canalis urogenitalis umfassende Gebilde hergestellt, die theilweise mit einander verschmelzen, bei Einigen auch an ihrem freien Ende getrennt sind (Fig. 300. *a. b.*) und mit diesem die Eichel des Penis bilden. Der Canalis urogenitalis setzt sich auf jede Hälfte als eine Rinne (*s*) fort, die bei Aneinanderschliessen beider einen Canal herstellen kann. Bei Anderen (Halmaturus) verbinden sich diese Schwellkörper mit zwei anderen und begrenzen mit ihnen, einen cylindrischen Penis bildend, den Urogenitalcanal. Nur bei wenigen anderen Säugethieren bleiben die erst erwähnten Schwellkörper getrennt; sie verschmelzen sehr frühzeitig zu einem mit einer bulbusartigen An-

Fig. 300.

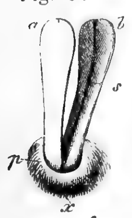


Fig. 300. Gespaltener Penis von Didelphis philander. *a b* Die beiden Hälften der Eichel. *s* Furche auf der Innenfläche derselben. *x* Behaarte Umgebung des dicht hinter der Vorhautöffnung gelegenen Afters. (Nach OTTO.)

schwellung beginnenden, den Urogenitalcanal (Urethra) umfassenden Rohre (Corpus cavernosum urethrae), dessen vorderstes, sehr verschieden gebildetes Ende die Eichel vorstellt. Die beiden anderen Schwellkörper (Corpora cavernosa penis) entspringen dann immer von den Sitzbeinen und verlaufen über dem Corpus cavernosum urethrae, ohne in die Wand des Canalis urogenitalis einzugehen. Bei den meisten Säugethieren erstreckt sich der so zusammengesetzte Penis von der Schambeinfuge längs der Medianlinie des Bauches nach vorne, und endet mehr oder minder weit vom Nabel entfernt; bei Anderen (Chiroptera, Primates) ist er frei und hängt von der Schambeinfuge herab. In diesen beiden Zuständen bildet das Integument einen minder oder mehr vollständigen Ueberzug des Penis, der vorne eine auf die Eichel sich umschlagende Duplicatur bildet (Praeputium).

Beim weiblichen Geschlechte erreicht der Genitalhöcker niemals die Ausbildung, die er als Penis beim männlichen Geschlechte erlangt, er stellt die Clitoris vor, die auf ihrer unteren Fläche die von zwei seitlichen Falten begrenzte Oeffnung des Sinus urogenitalis trägt. Meist ist die embryonale Entfaltung der Clitoris bedeutender als im erwachsenen Zustande, indem sie aus der Schaamspalte vorragt, und später in dieselbe zurücktritt. Doch setzt bei manchen Affen (Ateles) die Clitoris ihre Ausbildung fort, und gestaltet sich zu einem umfänglichen Theile.

Zwei Schwellkörper (Corpora cavernosa urethrae) liegen in der Wand des Sinus urogenitalis und umfassen denselben bis zur Clitoris, welcher ebenfalls ein Schwellkörperpaar wie dem Penis zu Grunde liegt. Meist ist das Ende der Clitoris mit einer Eichel ausgestattet, über welche gleichfalls ein Praeputium sich hinwegschlägt. Denkt man sich diese Theile umfänglicher und unter Verengerung des Sinus urogenitalis in die Länge gewachsen, so erhält man das Verhalten des Penis, und zwar in um so grösserer Aehnlichkeit, als an der Eichel der Clitoris alle Eigenthümlichkeiten von jener des Penis sich wiederholen. Einzelne Theile dieser Organe sind mit besonderer Muskulatur ausgestattet. Zu den die Schwellkörper an ihren Anfangstheil überlagernden M. M. bulbo-cavernosi und ischio-cavernosi treten bei vielen Säugethieren noch Hebemuskeln und Retractoren des Penis, welche letzteren, wie die Muskeln des Corpus cav. urethrae und der Schliessmuskel des Afters, Differenzirungen eines primitiven Sphincter cloacae sind.

In den Sinus urogenitalis beider Geschlechter münden Drüsenorgane ein. Von solchen finden sich ausser den oben (S. 622) erwähnten Prostatadrüsen noch andere, die bald einfach, bald mehrfach, bis zu vier Paaren (Beutelthiere) vorkommen und am Anfang des Penis liegen (Fig. 297. I. c.). Sie verbinden sich mit dem vom Schwellkörper umschlossenen Abschnitt als Cowper'sche Drüsen. Bei Manchen hat man sie vermisst (Cetaceen, Carnivoren).

Beim weiblichen Apparat münden sie als Duverney'sche oder Bartholin'sche Drüsen in den Scheidenvorhof aus. — Der Vorhaut angehörige Drüsen entwickeln sich bei manchen Säugethieren zu ansehnlichen Apparaten (Fig. 297. *t.*), die besonders bei Nagern verbreitet sind, aber auch bei andern, wenn auch weniger umfänglich vorkommen (Tyson'sche Drüsen).

Leibeshöhle.

§ 423.

Bei allen Wirbelthieren trifft sich in engerem Anschlusse an das Verhalten zahlreicher Wirbellosen die Sonderung eines den Rumpfdarm umgebenden Hohlraumes, welcher durch Spaltung des mittleren Keimblattes in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt hervorgeht. Es ist also eine im mittleren Keimblatte auftretende Höhle (Cölom), welche nach Maassgabe ihrer Ausbildung das Darmdrüsenblatt und die von ihm aus differenzirten Organe von den aus dem äusseren Keimblatte entstandenen Theilen trennt. Die Beschränkung dieses Sonderungsvorganges auf den Rumpftheil des Leibes scheint mit der Visceralspaltenbildung am Kopfdarme in Zusammenhang zu stehen, indem letztere einer Ausdehnung jenes Vorganges nach vorne zu wenigstens lateral eine Grenze setzt. Wie bei Wirbellosen stellt die Leibeshöhle eine dem Gefässsystem zugetheilte Räumlichkeit dar, indem sie mit dem lymphführenden Abschnitt desselben in Zusammenhang steht. Auch die bei vielen Wirbellosen bestehende directe Communication nach aussen fehlt nicht ganz, wenn sie auch nicht mehr in bedeutendem Maasse entwickelt ist, sie findet sich in dem in der Nähe der Analöffnung gelegenen meist paarigen Porus abdominalis, der bei Cyclostomen, aber auch noch bei Gnathostomen vorkommt, wie bei den Selachiern, Chimären, vielen Teleostiern, und in den Peritonealcanälen der Reptilien (Schildkröten und Crocodilen) sein letztes, theilweise nur andeutungsweises Erscheinen findet.

Die gesammte Innenfläche der Leibeshöhle besitzt eine Auskleidung von einer Epithelschichte, die an einer bestimmten Strecke besonders entfaltet das Keimepithel vorstellt. Von ihm aus geschieht die Sonderung der weiblichen Keimdrüsen. Im vorderen Abschnitte der Leibeshöhle ist in den niederen Abtheilungen Flimmerepithel an bestimmten Stellen verbreitet. In Verbindung mit einer unterliegenden Bindegewebsschichte constituirt das Epithel des Cöloms eine besondere Membran, das Peritonaeum, welches sich von der Wandung her (als parietales Blatt) auf die im Raume der Höhle liegenden oder in ihn einragenden Theile (Eingeweide) fortsetzt und dieselben gleichfalls überkleidet (viscerales Blatt).

Bei den Anamnia ist das Cölom eine einheitliche Cavität, und erscheint ebenso noch bei den meisten Reptilien, doch ist bereits bei

Crocodilen die Scheidung eines vorderen Abschnittes von einem hinteren angebahnt. Diese ist bei den Säugethieren vollzogen. Hier trennt das Zwerchfell den hinteren Abschnitt des Cöloms als Bauchhöhle von einem vorderen Abschnitt, der durch das Mediastinum in zwei seitliche Räume, die Brust- oder Pleurahöhlen zerfällt, mit jeden eine Lunge frei umschliessend.

Gefässsystem.

§ 424.

Die ernährende Flüssigkeit der Wirbelthiere bewegt sich in abgeschlossenen Canälen mit selbständiger Wandung und nur selten nimmt diese Bahn einen lacunären Charakter an. Dadurch unterscheidet sich die Bahn von jener der Mollusken, schliesst sich aber enger an die bei Würmern bestehenden Verhältnisse an. Ihre Hohlräume bilden ein System von Canälen, ein Gefässsystem. Die Entstehung desselben knüpft ans mittlere Keimblatt an, sowie denn auch die Derivate desselben wesentlich die Träger der Gefässe sind. Communicationen der Binnenräume des Gefässsystems mit den umgebenden Medien sind zwar noch angelegt, scheinen aber nicht zu fungiren. Die Hauptstämme besitzen eine mediane Lagerung und verzweigen sich nach der Gliederung des Körpers, in der allgemeinsten Anordnung an manche Einrichtungen Wirbelloser erinnernd, welche Beziehungen man in dem Verhalten der Längsstämme zum respiratorischen Abschnitte des Darmcanals noch weiter begründet finden kann. Eine bedeutende Verschiedenheit tritt mit der Ausbildung eines Centralorgans auf, denn während dieses bei Arthropoden und Mollusken wie bei den meisten Würmern aus dem Dorsalgefässstamme oder einem Theil desselben entsteht, sehen wir es bei den Wirbelthieren, ähnlich wie bei Tunicaten, aus einem ventralen Abschnitte gebildet.

In den beiden grossen Gruppen der Wirbelthiere bieten sich bezüglich der Bewegungscentren der ernährenden Flüssigkeit bedeutende Verschiedenheiten dar, so dass wir den bei Amphioxus vorhandenen Apparat von jenem der Craniota trennen müssen. Bei dem ersteren erscheinen alle grösseren Gefässstämme contractil und erinnern dadurch an die bei Würmern bestehenden Einrichtungen. Die Fortbewegung des Inhaltes des Gefässsystems wird an vielen Stellen gefördert, ohne dass eine vor der andern bevorzugt wäre. Bezüglich der Anordnung dieser Gefässe ergibt sich Folgendes: Unter dem respiratorischen Abschnitte des Darmcanals zieht ein in regelmässigen Abständen Aeste zum Kiemengitter entsendender Längsstamm hin, seine Aeste sind Kiemenarterien. Sie sammeln sich in einem über den Kiemen gelagerten Stamm, die Aorta, von wo aus weitere Vertheilungen im Körper vor sich gehen. Jede Kiemenarterie besitzt an ihrem Ursprunge in einer

contractilen Anschwellung eine herzartige Bildung. Das vorderste Paar der Kiemenarterien läuft in zwei den Mund umziehende, ebenfalls contractile Bogen aus und verbindet sich zum Anfang der Aorta (vergl. Fig. 273). Von diesem Gefässstamme aus findet eine Vertheilung von arteriellen Blutgefässen in den Körper statt. Das aus dem Körperkreislaufe rückkehrende Blut sammelt sich in einem über dem als Leber erscheinenden Blinddarm verlaufenden Venenstamm, welcher sich in den subbranchialen Arterienstamm fortsetzt. Das an der Darmwand vertheilte Blut tritt gleichfalls in einen besonderen Venenstamm zusammen, vertheilt sich jedoch wieder in den von letzterem aus an den Blinddarm tretenden Verzweigungen, und erst von da an gelangt es in den grossen Venenstamm. Auch die venösen Gefässe sind contractil. In diesen Einrichtungen sehen wir ein vereinfachtes Schema der bei den Cranioten ausgebildeten Apparate, und ein grosser Theil jener Gefässe lässt sich auf das Gefässsystem der letzteren beziehen. Ein unmittelbarer Uebergang von beiderlei Apparaten kann jedoch nicht angenommen werden, da ausser dem Mangel eines besonderen Centralorgans noch andere Verhältnisse eine bestehende Kluft erkennen lassen.

§ 425.

Statt zahlreicher contractiler Abschnitte des Gefässsystems bieten die Craniota in dem Herzen ein einheitliches Organ für die Regulirung der Bewegung der ernährenden Flüssigkeit, und unterscheiden sich überdies von den Acrania durch eine Differenzirung jener Kreislaufbahnen. Ein Theil der beim Umlaufe durch den Körper durch die Gefässwand in die Gewebe ausgetretenen Flüssigkeit sammelt sich in besonderen, zum Theile lacunären Bahnen und wird allmählich wieder dem Hauptstrome zugeführt. Jene Flüssigkeit ist die Lymphe. Ihre Bahnen bilden das Lymphgefässsystem, während die übrigen mit dem Herzen direct verbundenen Gefässbahnen das Blutgefässsystem vorstellen. Indem die Lymphbahnen von der Darmwand her das durch den Verdauungsprocess gebildete plastische Material, den Chylus, aufnehmen und in den Blutstrom überführen, liefern sie demselben einen Ersatz für den auf dem Umlaufe beständig stattfindenden Verbrauch. Lymph- und Chylusgefässsystem sind daher wichtige Dependenzen des Blutgefässsystems und erscheinen als eine Differenzirung des bei den Leptocardiern wie bei Wirbellosen bestehenden einheitlichen Gefässapparates.

Mit dieser Scheidung der ernährenden Flüssigkeit in zwei morphologisch und functionell verschiedene Kategorien vollzieht sich eine Differenzirung ihrer Formelemente. Jene der Lymphe erscheinen als indifferente Zellen, den Blutzellen der meisten Wirbellosen ähnlich. In der Blutflüssigkeit dagegen sind diese Formelemente zu farbstoffhaltigen Körperchen von bestimmter, nach den einzelnen Abtheilungen ver-

schiedener Gestalt umgebildet und bedingen durch ihre Menge die Färbung des Blutes im Gegensatz zur farblosen Lymphe.

Abgesehen von Grösse-Differenzen kommen die Lymphzellen der Wirbelthiere mit einander überein. Dagegen bieten die an sich viel differenteren Blutzellen auch unter sich ziemliche Verschiedenheiten. Den Zellencharakter, soweit er aus dem Kerne hervorgeht, besitzen sie alle, wenn auch bei den Säugethieren nur in der Fötalperiode, indem die Kerne der Blutzellen später verschwinden. Ebenso allgemein ist den Blutkörperchen die platte, scheibenartige Gestalt; bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln sind sie dabei oval und biconvex, da die Mitte jeder Fläche einen leichten Vorsprung bildet, biconcave runde Scheiben stellen sie bei Säugethieren vor, doch bestehen bei einzelnen (z. B. Tylopoden) auch ovale Formen. Bezüglich der Grösse sind jene der Dipnoï und Amphibien (besonders von Proteus, Siren u. a.) die bedeutendsten. Bei der wichtigen Rolle, welche den Blutkörperchen als Träger der Gase in der Oekonomie der Wirbelthiere zukommt, ist deren Zahl, wie ihr Volum und die damit von ihnen repräsentirte Oberfläche von grösster Wichtigkeit. In den höheren Abtheilungen bietet die relative Blutmenge nur geringe Schwankungen, und ebenso erscheint das Volumverhältniss zwischen Plasma und Blutkörperchen in keinen bedeutenden Differenzen. Dagegen ergibt sich gemäss der Vertheilung der gesammten Blutkörperchensubstanz auf grössere oder kleinere Formelemente ein bedeutender Unterschied zwischen den kalt- und warmblütigen Abtheilungen und von den ersteren wieder zwischen Reptilien und Amphibien, von denen die letzteren auch in dieser Hinsicht bedeutend tiefer stehen.

Herz und Arteriensystem.

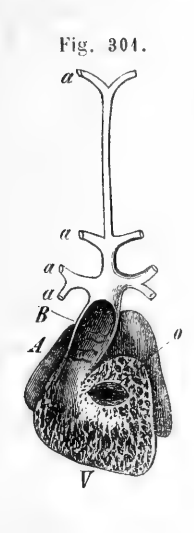
§ 426.

Das Herz aller Craniota entsteht aus einem einfachen Schlauche, der sich allmählich in zwei Abschnitte sondert. Davon empfängt der hintere das Blut und übergibt es dem vorderen, der es in Gefässbogen zu einem längs des Axenskeletes verlaufenden Arterienstamme leitet, von welchem die fernere Vertheilung im Körper ausgeht. Man bezeichnet den ersten Abschnitt des Herzens als Vorhof, den zweiten als Kammer. Ein besonderer, gleich beim ersten Auftreten des Herzens vorhandener Raum umschliesst Kammer und Vorkammer als Pericardialhöhle, deren Wandung den Herzbeutel (Pericardium) vorstellt.

Diesen einfachen Zustand des Herzens treffen wir bei den Fischen. Eine Kammer und eine Vorkammer bilden die beiden Hauptabschnitte. Die letztere empfängt aus einem dicht hinter ihr, und nur zum Theil ausserhalb des Pericardiums gelagerten Sinus venöses Blut. Sie bietet in der Regel beiderseits Ausbuchtungen,

welche gegen die vor ihr gelegene Kammer sich seitlich verlängern (Auriculae). Die Vorhofwand zeigt eine dünne, nach innen zu mit einem Balkennetze vorspringende Muskelschichte. Die Kammer dagegen bietet durch ein von den Wandungen her nach innen entwickeltes Maschenwerk von Muskelbalken bedeutend dickere Wände dar (Fig. 301. V). Ihr eigentliches Lumen ist gegen den äusseren Umfang um ebensoviel verkleinert als jenes Maschenwerk nach innen vorspringt. Gegen die Vorkammer zu bilden zwei dünne Klappen (Fig. 301. *o*) einen Abschluss und verhindern eine Rückstauung des Blutes. Der Binnenraum der Kammer setzt sich in einen besonderen, aus dem Herzen entspringenden Abschnitt fort, welcher meist eine Erweiterung, den Arterienstiel (Bulbus arteriosus), darbietet. Der in den Arterienstiel übergehende Kammerabschnitt erscheint bei den Selachiern und Chimären in beträchtlicher Verlängerung, welche Herzwand gleiche Muskulatur besitzt und gegen den Bulbus arteriosus mit taschenförmigen Klappen sich abgrenzt. Dieser Theil (Fig. 301. *B*) stellt sich somit als eine Differenzirung der Kammer dar und bildet den Conus arteriosus. Hinter den meist zu dreien vorhandenen Taschenklappen lagert eine verschiedene Anzahl in Längs- und Querreihen geordneter klappenähnlicher Gebilde, die an ihrem freien Rande durch Sehnenfäden mit der Wand des Conus verbunden sind (Zungenklappen). Dieser Abschnitt der Herzkammer besteht auch noch bei den Ganoïden, wo er eine ähnliche Anordnung des Klappenapparates aufweist. Seltener findet er sich bei den Teleostiern angedeutet und immer entbehrt er hier jener klappenartigen Vorsprünge, so dass nur die an der Grenze gegen den Bulbus arteriosus angeordneten Taschenklappen, in der Regel zu zweien, bestehen. Man darf annehmen, dass mit der Zusammenziehung des bei Selachiern und Ganoïden langen Conus auf einen ganz kurzen Abschnitt bei den Knochenfischen auch das Verschwinden jener Klappenreihen zusammenhängt. Bei den gleichfalls den Conus arteriosus ausgebildet besitzenden Dipnoï bilden zwei Längsfalten die Andeutung einer Sonderung des Conus arteriosus in zwei Canäle.

Fig. 301.



Der am Ostium arteriosum der Kammer beginnende Gefässstamm geht mit dem Schwinden oder der Verkürzung des Conus arteriosus

Fig. 301. Herz von Squatina vulgaris. Die vordere Wand der Kammer und des Conus arteriosus ist weggenommen, so dass sowohl der Binnenraum des letzteren, als jener der Kammer und die Muskelbalken der Wand sichtbar sind. *A* Vorhof. *V* Kammer. *B* Conus arteriosns. *o* Ostium atrioventriculare mit den beiden Klappen. *a* Kiemenarterien.

bei den Telostiern eine Differenzirung ein, indem er zu der bereits erwähnten bulbusartigen Erweiterung sich entwickelt unter Vermehrung der contractilen Elemente seiner Wandung. So bildet er eine Compensation für den verkümmerten Conus, mit welchem er nach Ausweis der Taschenklappen nicht zusammengeworfen werden darf.

§ 427.

Der Stamm der Kiemenarterie (Fig. 301. *a*) lagert bei allen Fischen unter dem Kiemengerüste und entsendet nach beiden Seiten längs der Kiemenbogen verlaufende Gefässe (Fig. 302. 1—5), welche im frühesten Zustande jederseits unmittelbar in ein an der Schädelbasis lagerndes Längsgefäss übergehen. Die bogenförmigen arteriellen Gefässe sind die Aortenbogen; der sie sammelnde Stamm ist Aortenstamm (*a''*), und die jederseits stattfindende Vereinigung einzelner Bogen bildet die Aortenwurzeln. Nach vorne entsenden diese stets ein Gefäss zum Kopfe, vorzüglich zum Gehirn, die Carotis (*C*). Mit der Entwickelung der Kiemenblättchen an den Visceralbogen bilden sich von den Aortenbogen her Blutgefässe in jene Blättchen, und mit der weiteren Ausbildung des Gefässnetzes der Kiemenblättchen löst sich jeder Aortenbogen in ein letztere durchziehendes Capillarnetz auf, so dass er nicht mehr unmittelbar zur Aorta sich fortsetzt. Aus den Kiemencapillaren sammeln sich in die Aorta mündende Gefässe und nunmehr wird das gesammte dem Herzen zugeführte Blut durch den Arterienstamm den Kiemen übergeben. Die Zweige jenes Arterienstammes sind die Kiemenarterien, und die zur Aorta tretenden Gefässe stellen arterielles Blut führende Kiemenvenen vor, während die Kiemenarterien venöses enthalten.

Fig. 302.

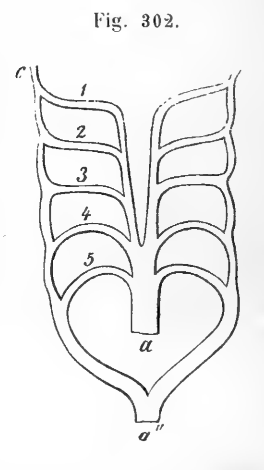


Fig. 303.

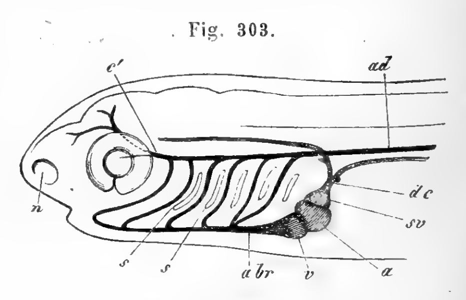


Fig. 302. Schema der ersten Anlage der grossen Gefässstämme, von denen der Apparat der Kiemengefässe sich differenzirt. *a* Arterienbulbus. 1 2 3 4 5 Aortenbogen. (Bei den Fischen besteht meist eine grössere Zahl.) *a''* Aorta. *c* Carotis.

Fig. 303. Kopf eines Teleostier-Embryo mit der Anlage des Gefässsystems. *dc* Cuvier'scher Gang, in welchen ein vorderer und ein hinterer Venenstamm eintritt. *sv* Sinus venosus. *a* Atrium. *v* Kammer des Herzens. *a br* Kiemenarterienstamm. *ad* Aortenstamm. *C* Carotis. *N* Nasengrube. *s* Kiemenspalten.

Die Zahl der aus dem Arterienbulbus kommenden Kiemenarterien entspricht der Anzahl der in Thätigkeit befindlichen Kiemen. Bei den Cyclostomen und den Selachiern ist sie am bedeutendsten. Fünf Paare kommen auch noch bei Ganoïden vor, während bei den Knochenfischen nur während des Embryonalstadiums eine grössere Anzahl (6—7) Arterienbogen vorhanden ist. Die beiden vordersten dem Kiefer- und Zungenbeinbogen angehörigen gehen entweder keine Beziehungen zu Kiemen ein, oder die dem Zungenbeinbogen angehörige Kieme ist nur in vorübergehender Function (Opercularkieme). Durch Verkümmerung der hintersten dem rudimentär werdenden letzten Kiemenbogen angehörigen Kieme wird eine Minderung auf vier, ja sogar auf drei Paare gegeben.

Die Vertheilung der Ursprünge dieser Kiemenarterien kommt auf mannichfache Weise zu Stande. Sie entspringen entweder paarweise vom einfachen mit Abgabe des letzten Paares endenden Hauptstamme, oder einige gehen jederseits aus einem gemeinsamen kurzen Stamme hervor, wie dies besonders für die hinteren Kiemenarterien der Selachier (auch mancher Ganoïden und Teleostier) der Fall ist, oder der Hauptstamm der Kiemenarterie theilt sich gleich an seinem Ursprunge in zwei seitliche Aeste, von denen die einzelnen Kiemenarterien als Zweige hervorgehen (z. B. bei Bdellostoma unter den Myxinoïden).

§ 428.

Von grösstem umgestaltenden Einfluss ist das Auftreten von Lungen, welche durch Uebernahme der vorher von den Kiemen besorgten Function bedeutende Aenderungen in der Anordnung der grossen Gefässstämme hervorrufen. Nicht minder äussert sich diese Veränderung im Bau des Herzens, wofür die Dipnoï ein interessantes Beispiel liefern, indem hier eine Trennung der Räume des Herzens beginnt. Bei Lepidosiren setzt sich von der Vorhofwand ein Maschenwerk von Muskelbalken als eine Art von Scheidewand durch den Vorhof fort. Letzterer zerfällt dadurch in einen rechten und linken Abschnitt, die beide jedoch zwischen den Balken viele Verbindungsstellen besitzen, und auch mit gemeinsamer Oeffnung in die Kammer einmünden. Der Venensinus mündet dann

Fig. 304.

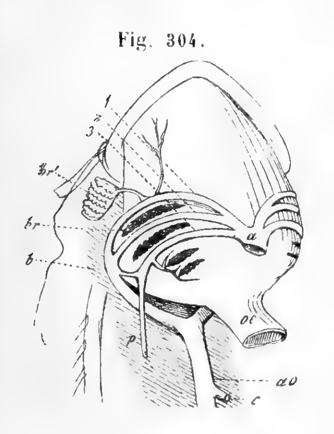
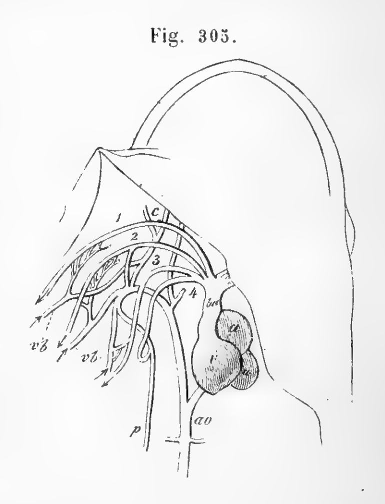


Fig. 304. Aortenbogen von Lepidosiren parodoxa. *a* Aortenbulbus. 1 2 3 Drei Arterienbogen, die beiden ersten sich in die Aorta vereinigend. *p* Lungenarterie. *b* Ductus Botalli. *br* Kiemenspalten. *br'* Nebenkieme. *ao* Aorta. *c* Arteria coeliaca. *oe* Anfang des Oesophagus. (Nach Hyrtl.)

in die rechte Vorkammer und in die linke begibt sich eine Lungenvene. Auch an der Kammer beginnt eine durch muskulöse Vorsprünge eingeleitete Differenzirung. Der an der Kammer beginnende Bulbus arteriosus (Fig. 304. *a*) erscheint durch zwei Längsfalten in zwei Räume getheilt, von denen jeder besondere Arterien entspringen lässt. Diese formiren jederseits drei längs der vorderen Kiemenbogen hinziehende Gefässe, von welchen das vorderste jederseits in das zweite Bogenpaar übergeht, und in fernerer Fortsetzung sich mit dem der anderen Seite verbindend eine Aorta (*ao*) herstellt. Während diese beiden Gefässe (Fig. 304. 1. 2) keine Beziehungen zu Kiemen eingehen, besorgt der dritte Bogen (3) die Abgabe von Kiemenarterien, verbindet sich durch einen engen Gang (*b*) mit der betreffenden Aortenwurzel und setzt sich dann als Lungenarterie (*p*) fort. Dieser Bogen verhält sich somit als Stamm für die an beiderlei Athmungswerkzeuge tretenden Arterien (Art. branchio-pulmonalis), und die beiden vorderen Bogen können, da sie keine Kiemengefässe entsenden, als Aortenbogen bezeichnet werden.



In ähnlichem Verhalten treffen wir den Circulationsapparat der Amphibien, deren Vorkammer bei den Meisten die Scheidung vollzogen hat (unvollständig bei Proteus); dagegen besteht noch eine einfache, nur Spuren einer Trennung besitzende Kammer, deren beide membranöse Klappen am Ostium atrioventriculare sich wie bei den Fischen verhalten. Aus der Kammer entspringt ein muskulöser Arterienbulbus (Fig. 305. *ba*), in welchem die bei Lepidosiren angedeutete Scheidung sich vervollständigt hat. Er entsendet anfänglich fünf Arterienbogenpaare, die auf drei oder vier sich rückbilden. Diese verlaufen längs der Visceralbogen, und von jedem Gefässbogen aus entwickelt sich ein Gefässnetz in die sich bildende Kieme. So verhalten sich in ziemlich übereinstimmender Weise die Perennibranchiaten, wie die Larven der übrigen Amphibien.

Jede Kiemenarterie communicirt jedoch von ihrer Verzweigung an der Kieme mit der bezüglichen Kiemenvene durch die ursprüngliche Fortsetzung des jetzt einen Ductus arteriosus vorstellenden Bogens zur primitiven Aortenwurzel. Dadurch ist ein directer Uebertritt eines Theiles des Blutes der Kiemenarterie in die durch Vereinigung der

Fig. 305. Herz und grosse Gefässe einer Triton-Larve. *a a* Vorhof. *v* Kammer. *ba* Arterienbulbus. 1 2 3 4 Aortenbogen als Kiemenarterien, theils zu den Kiemen tretend, theils unter einander verbunden. *vb* Kiemenvenen. *c* Carotis. *p* Lungenarterie. *ao* Aorta. (Nach M. Rusconi.)

Kiemenvenen entstehende Aortenwurzel möglich. Mit der Entwickelung der Lungen sendet die letzte Kiemenarterie, ähnlich wie bei Lepidosiren, einen Zweig als Lungenarterie ab, oder die letztere (*p*) ist die unmittelbare Fortsetzung des letzten Arterienbogens.

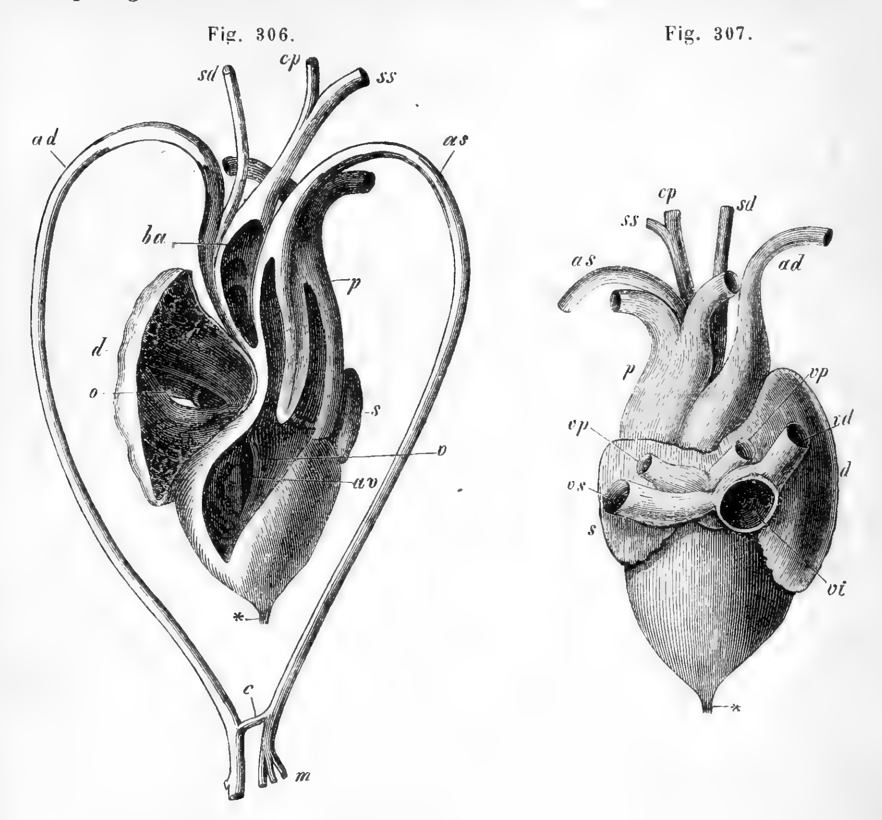
Die Rückbildung der Kiemen ruft bei einem Theile der Amphibien eine Aenderung dieses bei den Perennibranchiaten fortbestehenden Apparates hervor. Zunächst entwickeln sich die zwischen Kiemenarterien und Kiemenvenen bereits bestehenden directen Verbindungen (vergl. Fig. 305) so, dass einige Arterienbogen direct aus dem Herzen in die Aortenwurzeln sich fortsetzen. Der letzte bereits die Pulmonalarterie entsendende Bogen entwickelt sich zum Stamme dieser Arterie und behält entweder nur unansehnliche Verbindungen (Ductus arteriosus) mit der Aortenwurzel bei oder gibt auch diese auf und erscheint als selbständiges Gefäss. So verbinden sich also, ähnlich wie bei Lepidosiren, mehrere Aortenbogen zur Aortenwurzel, indess einer der primitiven Gefässbogen zur Lungenarterie wird.

§ 429.

Ein bedeutender Schritt in der Differenzirung der Kreislauforgane geschieht bei den Reptilien, deren Herz seine Lage in grösserer Entfernung vom Kopfe erhält. Es rückt von seiner Bildungsstätte aus allmählich nach hinten und wird in die Brusthöhle eingebettet, welche Lage es nunmehr bei allen Amnioten behält. Der Kammerabschnitt besitzt meist eine längliche Gestalt, breit ist er bei Schildkröten und manchen Sauriern. Von beiden stets durch ein Septum von einander geschiedenen Vorhöfen (Figg. 306. 307. *d. s.*) nimmt der rechte wie bei den Amphibien die Körpervenen (*vi, vd, vs*), der linke die Lungenvenen (*vp*) auf. Ersterer (*d*) ist stets von grösserem Umfange. Die stark muskulöse Kammerwand setzt sich besonders bei Schlangen, Schildkröten und Sauriern in ein den Binnenraum der Kammer verkleinerndes Maschenwerk fort, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien. Durch ein solches Maschennetz wird auch gröstentheils die Kammerscheidewand dargestellt, nur dass einzelne Muskelbalken hier stärker entwickelt erscheinen. Die rechte Hälfte der Kammer empfängt venöses, die linke arterielles Blut, und danach können beide Abschnitte unterschieden werden. Die Unvollständigkeit der Trennung der beiderseitigen Räume wird durch mancherlei Einrichtungen wenigstens theilweise compensirt. Hieher gehört das Vorkommen einer Muskelleiste, welche den die Lungenarterie abgebenden Raum von dem übrigen Kammerraum partiell abschliessen kann. Vollständig ist die Scheidung der Kammer bei den Crocodilen.

Die membranösen Klappen des Ostium atrioventriculare sind an der rechten Herzhälfte bedeutender entwickelt. Bei den Crocodilen ist rechterseits nur eine dieser Klappen vorhanden (Fig. 306. *v*), die längs

des Septum ventriculorum sich erstreckt. Die andere wird durch einen Vorsprung der lateralen Muskelwand der Kammer vertreten. Der an-



fänglich einfache Arterienbulbus hat sich bei allen Reptilien in mehrere Canäle differenzirt, die äusserlich zu einem Bulbus verbunden bleiben. Dieser entspricht, vorzüglich bei Eidechsen und Schildkröten,

Fig. 306. Herz von Alligator lucius mit den grossen Gefässstämmen, von vorne gesehen. Von der Wand der rechten Vorkammer ist der vordere Abschnitt weggenommen. Man bemerkt an der hintern Wand die Mündung des Venensinus mit zwei häutigen Klappen. Die rechte Kammer ist gleichfalls geöffnet, und ihre Communication mit dem rechten Aortenbogen und der Pulmonalarterie dargestellt. Andererseits ist die Verbindung der Körperarterienstämme durch theilweise Entfernung der Vorderwand angegeben.

Fig. 307. Herz desselben von der Rückseite. Bezeichnung beider Figuren: *d* Rechter, *s* linker Vorhof. *o* Ostium venosum des rechten Vorhofs. *av* Ostium atrioventriculare. *v* Klappe daran. *ba* Bulbus arteriosus. *art* und *atr* Vordere Arterienstämme (Arteriae anonymae). *cp* Carotis primaria. *ssu. sd* Subclavien. *ad* Rechter (arterieller) Aortenbogen. *as* Linker (venöser) Aortenbogen. *p* Arteria pulmonalis. *vi* Vena cava inferior. *vs* Vena cava superior sinistra. *vd* Vena cava superior dextra. *vp* Vena pulmonalis. *c* Verbindung des linken Aortenbogens mit dem rechten. *m* Mesenterialarterie. *Verbindung des Herzens mit dem Pericardium.

in seinem äusseren Verhalten dem rechten Kammerabschnitte, aber die Scheidung der Arterien des Bulbus ist derart, dass beide Kammerabschnitte wie die beiden getrennten Kammern der Crocodile mit besonderen Arterien des Bulbus in Verbindung stehen. Am Ursprunge der letzteren sind Taschenklappen angebracht.

§ 430.

Von den fünf primitiven Aortenbogen sind die beiden ersten vergänglich, und die übrigen erleiden nach den einzelnen Abtheilungen verschiedene Umgestaltungen. Bei den Sauriern bleibt jederseits der dritte bestehen und verbindet sich rechts mit dem vierten, der wie die beiden dritten, aus dem von der linken Kammer stammenden Gefässe hervorgeht. Der vierte linke, mit dem dritten seiner Seite verbundene Aortenbogen correspondirt dagegen der rechten Herzkammer. Der fünfte Bogen wird jederseits zum Theile in die anfänglich nur aus ihm entspringenden Pulmonalarterien übergenommen, die mit der Differenzirung des primitiven Aortenbulbus vom Pulmonalarterienstamme (p) abgehen. Somit entstehen jederseits zwei Aortenbogen, von denen einer, der zweite linke, venöses Blut führt. Bei den Ophidiern ist die Verbindung des ersten Bogenpaars der Saurier mit dem zweiten meist vollständig verschwunden (Fig. 308. A), wodurch dieser Abschnitt nebst seiner Fortsetzung zur inneren Carotis ($A.\ c''$) wird. Auch bei den Schildkröten und Crocodilen besteht dieses Verhalten, dagegen ist bei den ersteren der rechte arterielle wie der linke venöse Aortenbogen mit den aus dem letzten primitiven Bogenpaare hervorgegangenen Pulmonalarterien durch einen Botallischen Gang in Zusammenhang. Dieser ist bei den Crocodilen verschwunden, so dass also hier aus der linken Kammer ein den rechten Aortenbogen und die Carotiden entsendendes Gefäss entspringt, während aus der rechten Kammer ein linker Aortenbogen

Fig. 308.

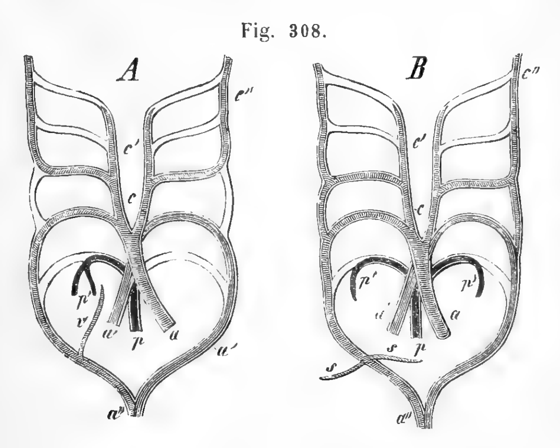


Fig. 309. Schema der Umbildung der Anlage der primitiven Aortenbogen in die Arterienstämme. *A* Schlange. *B* Eidechse. *a* Linker Aortenstamm. *a'* Rechter Aortenstamm. *c* Carotis communis. *c'* Carotis externa. *c''* Carotis interna. *p* Pulmonalarterienstamm. *p'* Aeste. *v* Arteria vertebralis. *s* Arteria subclavia. (Nach RATHKE.)

(*as*) und die Pulmonalarterie (*p*) hervorgehen. (Fig. 307 *ad*.) Von der ursprünglichen Verbindung dieser Gefässtämme erhält sich bei den Crocodilen im Arterienbulbus eine Communication zwischen dem arteriellen und venösen Stamme als Foramen Panizzae, welches jedoch für eine Mischung beider Blutarten von geringem Belange ist.

§ 431.

Im engen Zusammenhange mit den Einrichtungen des Gefässapparates der Reptilien, namentlich der Crocodile, befindet sich jener der Vögel. Sowohl am Herzen als an den grossen Gefässtämmen ist jedoch die Scheidung vollständig und es besteht nirgends mehr eine Mischung arteriellen und venösen Blutes. Die Vorhöfe erscheinen bedeutend kleiner durch geringere Ausbildung ihrer vordern (ventralen) Ausbuchtung. Die Muskulatur der Kammerwand ist bedeutend verstärkt, besonders am linken Abschnitte, um welchen sich die rechte Kammer im Halbkreise anlagert. Die Atrioventricularklappe der rechten Kammer wird durch eine bereits bei den Crocodilen getroffene Einrichtung vorgestellt, indem die das Ostium von aussen her umziehende Wand sich abwärts in eine in die Kammer vorspringende breite Leiste fortsetzt, die man als »Muskelklappe« bezeichnet. Von der bei Crocodilen bestehenden membranösen Klappe sind nur zuweilen Andeutungen vorhanden. Am linken Ostium atrioventiculare kommt eine membranöse Klappe vor, welche das Ostium fast ringförmig umgibt. Die primitiven Arterienbogen erleiden ähnliche Reductionen, wie bei den Reptilien. Der vierte rechte gestaltet sich zum Aortenbogen, während ein Theil des dritten jederseits zu der mit der Aorta (Fig. 309. *a*) gemeinsam entspringenden inneren Carotis (*c''*) wird und der linke vierte zum Stamme der Subclavia sinistra sich umbildet. Dieser bei den Reptilien aus der rechten Kammer entspringende, also venöses Blut führende linke Aortenbogen ist somit bei den Vögeln vollständig ins arterielle Gebiet übergegangen. Reste der Fortsetzung dieses Bogens zu seiner primitiven Vereinigung mit dem rechten finden sich bei manchen Vögeln (Raubvögel) in Form eines ligamentösen Stranges vor, der den ursprünglichen Verlauf des ganzen Gefässes andeutet. Der fünfte primitive Bogen endlich wird theilweise zu den beiden Aesten der Pul-

Fig. 309.

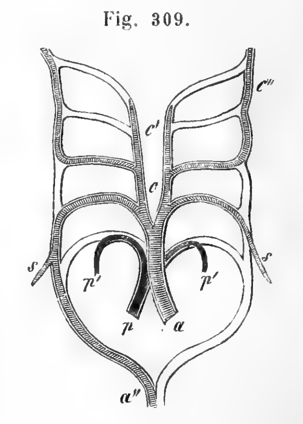


Fig. 309. Schema der Umbildung der primitiven Aortenbogen in die grossen Arterienstämme bei den Vögeln. Bezeichnung wie in Fig. 290. (Nach Rathke.)

monalarterie (*p*) verwendet, die wie bei den Reptilien aus der rechten Kammer entspringt.

§ 432.

Obgleich das Herz der Säugethiere in der vollkommenen Trennung beider Hälften mit jenem der Vögel übereinkommt, so tritt doch aus dem Bau seiner einzelnen Abschnitte, wie aus der Anordnung der grossen Gefässstämme eine bedeutsame Verschiedenheit hervor. Nur die erste Anlage sowohl des Herzens als des gesammten aus fünf Bogenpaaren bestehenden Systemes ist gemeinsam, und letzteres bildet auch hier den Ausgangspunct mannichfacher Differenzirungen. Während des Embryonalzustandes existirt eine Verbindung zwischen beiden Vorhöfen, bei den Beutelthieren durch eine schlitzförmige Oeffnung, bei den placentalen Säugethieren durch eine grössere Durchbrechung (Foramen ovale) dargestellt. Diese Verbindung gestattet dem aus der Umbilicalvene durch die Vena cava inferior in die rechte Vorkammer gelangenden Blute den Eintritt in die linke Kammer und von da die Verbreitung in den Körperkreislauf durch die Aorta. Bei den Monodelphen wird die Oeffnung durch das Vorwachsen einer gegen den linken Vorhof gerichteten Scheidewand (Valvula foraminis ovalis) allmählich geschlossen, so dass nach der Geburt eine vollständige Trennung der Vorkammern entsteht. Die Umgrenzungsstelle des ursprünglichen Foramen ovale bleibt als ein ringförmiger Wulst auch später unterscheidbar. Der vorderste (ventrale) Abschnitt des Raumes beider Vorkammern bildet bei den Säugethieren eine ansehnliche Verlängerung, die »Herzohren«, an beiden Vorkammern verschieden gestaltet. Sie entsprechen dem grössten Theile der Vorhöfe der unteren Classen, indem der hintere Vorhofsraum wenigstens rechterseits aus einem bei jenen vom Vorhofe getrennten Venensinus gebildet wird (vergl. unter Venensystem). Die Herzohren der Säugethiere sind daher Rückbildungen des vorderen Vorhofsabschnittes.

Wichtige Veränderungen bieten die Atrioventricularklappen, an deren Stelle niemals jene häutigen Duplicaturen vorkommen, die bei Fischen, Amphibien und auch noch bei Reptilien fungirten. In sehr frühen Zuständen zeigen die Ventrikel bei verhältnissmässig kleinem Binnenraume ihre Wand aus demselben spongiösen Muskelgewebe gebildet, wie wir es von den Fischen bis zu den Reptilien hin bleibend antreffen. Allmählich verdicken sich die Balken und ein Theil davon geht in die compactere Herzwand über. Der mehr nach innen zu verlaufende, das Lumen des Kammerraumes begrenzende Theil dieses Balkennetzes, welcher am Umfange des venösen Ostiums inserirt, lässt in der Umgrenzung dieses Ostiums das Muskelgewebe schwinden, so dass die Muskelbalken dort in eine am Ostium entspringende Membran übergehen. Dieser bei den meisten Säugethieren vorübergehende Zustand bleibt bei Monotremen (Ornithorhynchus) in der rechten Kammer

bestehen. Von der Ventrikelwand entspringende Muskelbalken gehen in eine membranöse Klappe über. Bei den Uebrigen leitet dieser Zustand zu anderen Differenzirungen. Die Muskelbalken ziehen sich noch weiter gegen die Kammerwand zurück und bilden dort die sogenannten Papillarmuskeln, die mit Sehnenfäden (Chordae tendineae) an die nunmehr rein membranöse Klappe herantreten. Von dem übrigen Balkennetze bleiben nur die den Wandungen der Kammer angelagerten Trabeculae carneae zurück. Die Atrioventricularklappen sind somit sammt den Chordae tendineae Differenzirungen eines Theiles des ursprünglichen muskulösen Balkennetzes, und der von ihnen umschlossene Raum entspricht dem Hauptraume der primitiven Kammer. Dass die gleichen Klappen in der linken Kammer des Vogelherzens auf ähnliche Weise entstehen, darf angenommen werden.

Von den während des Embryonalzustandes bei den Säugethieren gleichfalls bestehenden mehrfachen, aus einem Bulbus arteriosus hervorgehenden Aortenbogen erfolgt ein Uebergang in die definitiven Zustände auf eine andere Weise als bei den übrigen Wirbelthieren (vergl. Fig. 310). Die beiden ersten Bogen schwinden vollständig, der dritte stellt wie sonst einen Theil der Carotis her. Der vierte zeigt auf beiden Seiten ein verschiedenes Verhalten, indem er rechts nur bis zum Abgange der primitiven Subclavia (*s*) bestehen bleibt, während der linke die Fortsetzung des aus dem differenzirten Bulbus entstandenen arteriellen Arterienstammes bildet. Ein linker Aortenbogen (*a'*) ist also bei den Säugethieren der Hauptstamm des arteriellen Gefässsystems. Vom fünften Bogen schwindet der rechte vollständig. Der linke bildet die Fortsetzung der aus der rechten Kammer entspringenden Pulmonalarterie (*p*) und setzt sich beim Embryo unmittelbar in den (linken) Aortenbogen fort. Von ihm aus entwickeln sich die beiden Pulmonalarterienäste (*p'*) und der Stamm dieses Bogens wird zur Pulmonalarterie, die während des Fötallebens das aus der oberen Hohlvene in die rechte Kammer gelangende Venenblut durch ihre Fortsetzung zum Ende des Aortenbogens in die absteigende Aorta ergiesst. Nach der Geburt

Fig. 310.

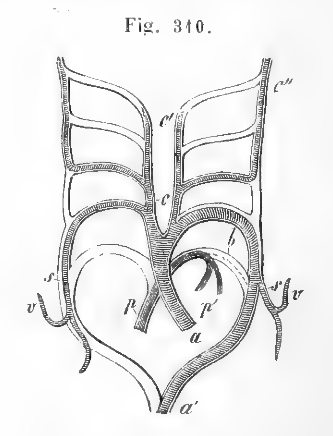


Fig. 310. Schema der Umbildung der primitiven Aortenbogen in die grossen Arterienstämme bei Säugethieren. *a* Aortenstamm. *a* Aorta descendens. *c* Carotis communis. *c'* Carotis externa. *c''* Carotis interna. *s* Subclavia. *v* Arteria vertebralis. *p* Pulmonalarterienstamm. *p'* Aeste desselben. *b* Ductus arteriosus Botalli. (Nach Rathke.)

schwindet die Communication zwischen der Pulmonalarterie und Aorta descendens und der betreffende Abschnitt (*b*) jenes Gefässes wird in einen Strang (Ligamentum Botalli) umgewandelt.

§ 433.

Die Körperarterien der Wirbelthiere nehmen bei Allen im frühesten Zustande ihren Ursprung aus dem einfachen Bulbus arteriosus des Herzens. Bei den durch Kiemen athmenden wird das aus dem Bulbus entspringende arterielle Bogensystem (die primitiven Aortenbogen), wie bereits oben (§ 429) bemerkt, in die Gefässe des Kiemenkreislaufs aufgelöst, und erst aus den ausführenden Gefässen der Kiemen (Kiemenvenen), geht das System der Körperarterien hervor. Der anfänglich direct durch die Aortenbogen zur Aorta entsendete Blutstrom wird mit der Entwickelung der Kiemen in neue Bahnen übergeführt, und gelangt somit auf Umwegen, die ihn dem Athmungsprocess unterziehen, zu seiner Vertheilung im Körper.

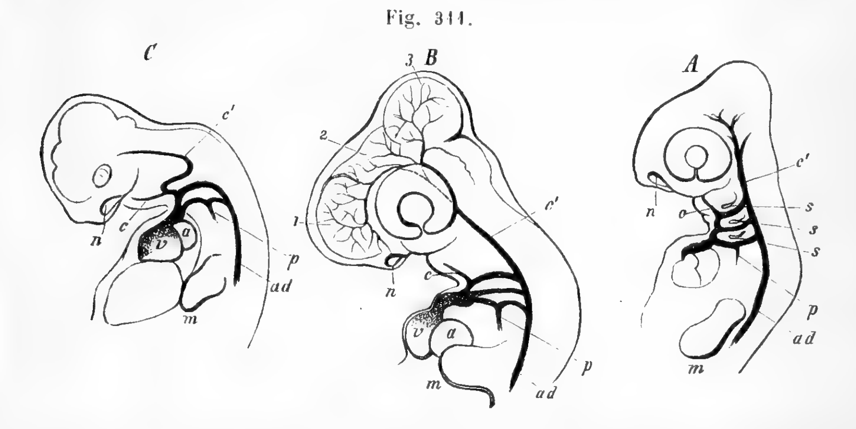
Bei den Myxinoïden vereinigen sich fast alle Kiemenvenen zur Bildung einer subvertebralen Aorta, die sich nach hinten als Hauptarterie des Körpers fortsetzt, aber auch nach vorne zu als »Arteria vertebralis impar« verlängert ist. Auf ähnliche Weise sammeln sich zwei seitliche Längsstämme aus den Kiemenvenen, welche vorne mit je einem Ast in die Arteria vertebralis impar eingehen, mit einem anderen Aste dagegen eine Carotis bilden. Die beiden Carotiden theilen sich in einen äusseren und inneren Zweig, von welchen der Kopf versorgt wird. Bei Petromyzon fehlt die vordere Verlängerung der Aorta, so dass die auf ähnliche Weise wie bei den Myxinoïden entstehenden Carotiden die einzigen vorderen Arterien sind. Unter den Fischen entsteht die Aorta bei Selachiern und Chimären aus einem jederseits durch die Vereinigung der Kiemenarterien hervorgehenden Stamme. Aehnlich ist das Verhalten bei den Ganoïden und Teleostiern. Die Carotiden nehmen ihren Ursprung aus der ersten Kiemenvene oder aus dem Vorderende des paarigen Arterienstammes, der jederseits als Aortenwurzel die Kiemenvenen sammelt und sich dann mit jenem der andern Seite zur Aorta vereint oder auch vorne eine solche Queranastomose eingehend, einen arteriellen Circulus cephalicus an der Schädelbasis abschliesst. Eine besondere Augenarterie entsteht aus den Gefässen der Nebenkieme, in welche entweder ein directer Ast der ersten Kiemenvene (Selachier) oder ein den Zungenbeinträger umziehender Zweig aus demselben Gefässe eintritt (Teleostier). In dem Ursprunge und der Anordnung der einzelnen Gefässe kommen viele Modificationen vor, wovon die bedeutendsten auf das Verhalten der Carotiden und der Augenarterie treffen.

Dieser Abschnitt des Gefässsystems verhält sich in ähnlicher Weise noch bei den Amphibien. Die Kopfarterien entspringen bei den

Perennibranchiaten aus dem vorderen Theile der Aortenwurzeln oder bei den nicht mehr durch Kiemen athmenden aus den beiden ersten Arterienbogen (Salamandrinen), oder sie sind die Fortsetzungen des ersten Arterienbogens selbst (Anuren).

In den ersten Zuständen bieten sich bei den Amnioten übereinstimmende Verhältnisse dar. Die das Gehirn und das Auge versorgende innere Carotis (Fig. 311. *A. B c'*) erscheint als Fortsetzung der jederseitigen Aortenwurzel nach vorne zu. Die äussere Carotis (*c*) ist ein Zweig des dritten primitiven Aortenbogens. Schwindet die Verbindung desselben Bogens mit dem vierten, so gehen beide Carotiden jederseits aus einem gemeinsamen Stamme hervor (vergl. Fig. 311. *C*). Sie erscheinen im Allgemeinen als zwei an den Seiten des Halses mit dem

Fig. 311.



Nervus vagus verlaufende Arterien, die meist einen gemeinsamen Stamm (C. communis) besitzen. Bei den Sauriern hängen die Carotiden noch mit den darauf folgenden Arterienbogen zusammen, und bewahren dadurch ihr ursprüngliches Verhalten (vergl. Fig. 311. A).

Die rechte gemeinschaftliche Carotis erleidet bei vielen Schlangen

Fig. 311. Entwickelung der grossen Gefässstämme aus der primitiven Anlage, dargestellt an drei Embryonen. *A* Reptil (Eidechse). *B* Vogel. *C* Säugethier (Schwein). Bei Allen sind die beiden ersten Aortenbogenpaare verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte Bogen vollständig. Bei *C* nur die beiden letzten, und die Verbindung des dritten mit dem vierten Bogen, resp. mit der Aortenwurzel ist gelöst. Vom letzten (fünften primitiven) Bogen geht ein Ast (*p*) als Pulmonalarterie ab, angedeutet in *A*, weiter entwickelt in *B* und *C*. Der von der Abgabe dieses Astes bis zur Aorta verlaufende Abschnitt des letzten Bogens stellt den Ductus Botalli vor. *c* Carotis externa. *c'* Carotis interna, bei *A* und *B* noch vordere Fortsetzung der Aortenwurzel, bei *C* mit der Carotis externa einen gemeinsamen Stamm bildend, der von dem vierten linken Aortenbogen (dem definitiven) entspringt. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ad* Aorta descendens. *s* Kiemenspalten. *n* Nasengrube. 1 2 3 Vorder-, Mittel- und Zwischenhirn. *m* Anlage der Vordergliedmaassen. In *A* und *B* ist am Auge noch die Chorioïdealspalte wahrnehmbar. (Nach Rathke.)

eine Rückbildung und kann sogar vollständig aufgelöst werden. Auch bei den Vögeln tritt dieselbe Arterie aus ihrer ursprünglichen Bahn und lagert sich median an die Unterfläche der Halswirbel, indess die linke ihren Verlauf beibehält. Indem bei Anderen beide Carotiden diese Abweichung zeigen, wird ein Uebergang zu einer dritten Form gebildet, die durch eine Verschmelzung der beiden aneinander gelagerten Gefässe sich ausspricht. Dabei schwindet der isolirt verlaufende Theil der rechten Carotis und es entsteht ein linkerseits entspringender median verlaufender Gefässstamm, der sich als sogenannte Carotis primaria zum Kopfe begibt (vgl. Fig. 312. *ac*). Dieses Verhalten trifft sich für manche Vögel wie für Crocodile (Fig. 306. *cp*) gemeinsam. Verschieden hiervon ist ein bei Schlangen und manchen Sauriern bestehender unpaarer Carotidenstamm aufzufassen, der gleichfalls vorne in zwei Kopfarterien übergeht. Diese Bildung entsteht durch die Annäherung der Ursprungsstellen beider Carotiden aus dem rechten Aortenbogen und entwickelt sich weiter durch das Auswachsen der beide Stämme entspringen lassenden Partie der Aorta, so dass hiemit die Neubildung eines Gefässstammes repräsentirt wird. Eine andere Eigenthümlichkeit besteht im Vorkommen einer unpaaren vom rechten Aortenbogen längs der Wirbelsäule nach vorne verlaufenden Subvertebralarterie.

Unter den Säugethieren ergeben sich durch ähnliche Wandelungen der Gefässstämme während der Entwickelung gleichfalls vielerlei Modificationen, welche besonders die beiden Endäste der Carotiden treffen, von denen die innere, wie auch bei manchen Sauriern und Vögeln keineswegs ausschliesslich für die Schädelhöhle und die Sinnesorgane bestimmt ist. Die Ausdehnung des Gebietes der einen Arterie beschränkt das Gebiet der anderen, wobei fernere Modificationen durch direct aus der gemeinschaftlichen Carotis entspringende Arterien erzeugt werden.

Für die Arterien der Vordergliedmaassen bestehen mehrfache, von einander sehr verschiedene Ursprungsstellen, so dass für die Genese dieses Gefässes die Vererbung eine minder bedeutende Rolle zu spielen scheint als die Anpassung.

Der Stamm der Aorta setzt sich in gleichmässigem Verhalten längs der Wirbelsäule fort, an dem für den Schwanztheil bestimmten Abschnitte als Arteria caudalis bezeichnet und bei verkümmertem Schwanze die Arteria sacralis media vorstellend. Der Endabschnitt liegt bei allen Wirbelthieren bei dem Vorhandensein sogenannter unterer Bogen in dem von diesen gebildeten Caudalcanal. Allein auch am Rumpftheile des Körpers kann sie bei manchen Fischen in einen von Fortsätzen der Wirbelkörper gebildeten Canal eingeschlossen werden, wie ein solcher z. B. beim Stör, und auch bei manchen Teleostiern besteht.

Die Aorta entsendet in regelmässiger Folge entspringende, für die Metameren des Körpers bestimmte Arterien (Arteriae intercostales), ausserdem die zu den Eingeweiden tretenden und endlich bei der

Bildung von Hinterextremitäten solche, die an diesen sich vertheilen.

Von den Arterien der Eingeweide besteht bei den Fischen gewöhnlich nur ein Hauptstamm (Arteria coeliaco-mesenterica), zu dem bei Manchen noch eine hintere Mesenterialarterie tritt. Für die Nieren, ebenso wie für die Geschlechtsorgane gibt die Aorta eine grössere Anzahl von Arterien an verschiedenen Stellen ab. Bei den Amphibien entspringt die Arteria coeliaco-mesenterica aus dem Ende des linken Aortenbogens. Ebenso ist bei den Reptilien (Saurier, Schildkröten) das mit dem rechten Aortenbogen nur durch einen engen Canal verbundene Ende des linken zur Vertheilung an den Eingeweiden bestimmt, oder es bestehen mehrfache Eingeweide-Arterien (manche Saurier), die besonders bei den Schlangen in Anpassung an die gestreckte Körperform sehr zahlreich sind. Auch bei den Crocodilen sind die Verzweigungen des linken Aortenbogens (vergl. Fig. 307. *m*), der gleichfalls mit dem rechten durch einen engen Ductus communicirt, nur auf einen Theil des Verdauungsapparates verbreitet, und von der unpaaren Aorta entspringen selbständige Mesenterialarterien. Mit dem Schwinden des linken Aortenbogens bei den Vögeln gibt die Fortsetzung des den rechten Aortenbogen darstellenden Stammes eine Arteria coeliaca und mesenterica superior ab, wozu noch eine aus dem Endstücke der Aorta (Sacralis media) stammende Mesenterica inferior kommt.

Fig. 312.

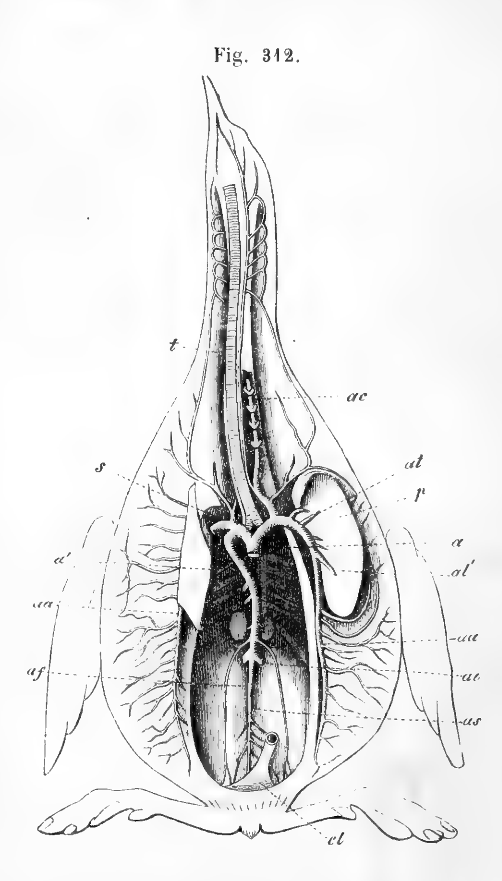


Fig. 312. Arterielles Gefässsystem von Podiceps cristatus. *a* Aortenstamm. *a'* Aorta descendens. *s* Art. subclavia. *ac* Art. carotis primaria, unter den Processus spinosi anteriores hindurchtretend. *aa* Art. cutanea abdominis. *at* und *al'* Art. thoraciae sinistrae. *ai* Art. ischiadica. *af* Art. hypogastricae. *as* Art. sacralis media. *p* Der linke M. pectoralis major. *t* Trachea. *cl* Cloake. (Nach BARKOW.)

Die Coeliaca und Mesenterica superior bilden bei den Säugethieren die Hauptarterien des Darmcanals. Eine Mesenterica inferior kommt erst bei den placentalen Säugethieren als bedeutenderer Gefässstamm zum Vorschein.

Die bei den Fischen mehrfachen Renalarterien bewahren dieses Verhalten bei Amphibien wie bei den meisten Reptilien, selbst bei den Vögeln bestehen noch mehrere Nierenarterien, von denen eine mittlere aus der Arteria ischiadica entspringt. Ausnahmsweise kommt die Mehrfachheit dieser Arterien auch noch bei Säugethieren vor, die in der Regel nur eine Nierenarterie jederseits von der Aorta abgehen lassen.

Die Arterien der hinteren Gliedmaassen erscheinen erst nach der grösseren Ausbildung dieser Theile als directe Aeste der hinteren Aorta. Die beiden für diese Theile bestimmten Hauptstämme sind nicht immer dieselben und wie aus den Lagerungsbeziehungen zum Becken hervorgeht, können verschiedene Aeste das Gebiet jener Arterien versorgen. Bei den Reptilien und Vögeln sind die Arteriae ischiadicae die Hauptstämme der Hinterextremitäten, die bei den Säugethieren von der Arteria cruralis versorgt werden. Im specielleren Verhalten bestehen bei den Säugethieren zahlreiche Modificationen, die hier von untergeordneter Bedeutung sind.

Venensystem.

§ 434.

Das Venensystem der Wirbelthiere bietet durch zahlreiche, von den Fischen bis zu den Säugethieren hin wahrnehmbare Umwandlungen nicht minder wichtige Erscheinungen, als das arterielle Gebiet der Blutbahn. Das zum Herzen zurückkehrende Blut sammelt sich bei den Fischen in vier Längsstämme, zwei vordere und zwei hintere. Die jeder Seite treten in einen Querstamm (Ductus Cuvieri. Fig. 313. *dc*) über, der mit jenem der anderen Seite in einen hinter dem Vorhofe des Herzens gelagerten Sinus (*sv*) einmündet. Das vordere vorzüglich das Venenblut des Kopfes sammelnde Paar bildet die über den Kiemenbogen gelagerten Jugularvenen (*j*), das hintere Paar, welches die Venen der Rumpfwand, der Nieren und auch der Geschlechtsorgane aufnimmt, die Cardinalvenen (*c*) (vergl. auch Fig. 303); eine unpaare Caudalvene unter der Arterie im Caudalcanal verlaufend, theilt sich bei den Cyclostomen und den Selachiern, auch noch bei manchen Teleostiern in zwei in die Car-

Fig. 313.

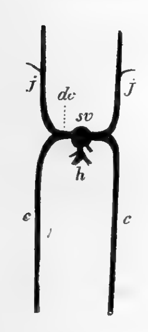


Fig. 313. Schema des primitiven Venensystems. *j* Jugularvene. *c* Cardinalvene. *dc* Ductus Cuvieri. *h* Venae hepaticae. *sv* Sinus venosus.

dinalvenen der betreffenden Seite sich fortsetzende Aeste. Bei vielen Teleostiern setzt sich diese Caudalvene mit einem stärkeren Aste in die rechte, mit einem schwächeren in die linke, dann meist gleichfalls schwache Cardinalvene fort. Daraus leitet sich der Uebergang der ganzen Caudalvene in die rechte Cardinalvene ab, wie solches bei einer Anzahl von Teleostiern beobachtet ist.

Indem die Caudalvene in die Niere Zweige absendet, die bald vollständig, bald theilweise in diesem Organe sich auflösen, bilden diese Venae renales advehentes, welche durch Venae revehentes in die Cardinalvenen münden, einen Pfortaderkreislauf der Niere. Ein zweiter, ähnlich sich verhaltender Gefässapparat wurzelt am Darm und führt das Venenblut desselben durch einen als Pfortader bezeichneten Gefässstamm zur Leber. Darin vertheilt, wird es durch meist zu mehreren Stämmen vereinigte Lebervenen zum gemeinsamen Venensinus geleitet.

An dieser Anordnung des Venensystems der Fische können wir den paarigen, meist symmetrisch erscheinenden Abschnitt von dem nur durch die Lebervenen dargestellten unpaaren Abschnitt unterscheiden, und wollen zunächst den ersteren in seinen Umwandlungen durch die Wirbelthierreihe verfolgen, da er bei Allen wenigstens in den wesentlichsten Zügen sich in frühen Entwickelungsstadien als vererbte Einrichtung wieder vorfindet, und als die Grundlage des embryonalen Venensystems den Ausgangspunct für spätere Umgestaltungen abgibt.

§ 435.

Bei den Amphibien und Reptilien nimmt der Venensinus die beiden Jugularvenen auf, welche das gleiche Ursprungsgebiet wie bei den Fischen besitzen. Sie persistiren von da an bei allen Wirbelthieren, während das hintere Venenpaar, die Cardinalvenen (Fig. 314. *vc*), nur während der ersten Embryonalperioden in einem mit den Fischen übereinstimmenden Verhalten vorkommt. Sie sind die Venen der Primordialnieren (*U*). Ihr vorderer Abschnitt obliterirt, und ihr hinterer stellt, Venen anderer Gebiete aufnehmend, Venae renales advehentes vor. Schon vor dem Schwinden des in die Cuvier'schen Gänge einmündenden Theiles der Cardinalvenen entstehen bei den Reptilien vier andere Stämme, welche vorzüglich Intercostalvenen aufnehmen und als Venae vertebrales bezeichnet werden. Die vorderen

Fig. 314.

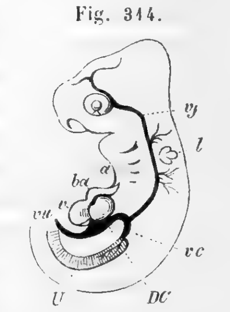


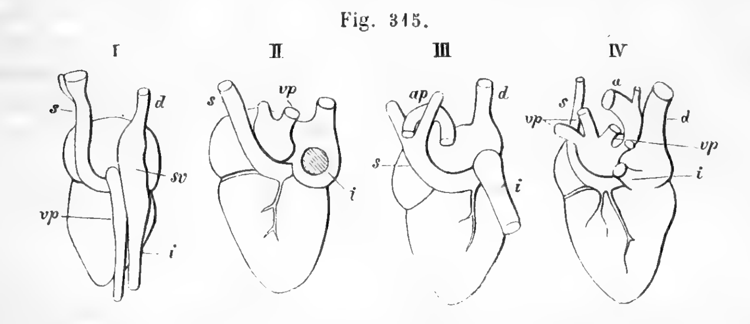
Fig. 314. Vorderer Abschnitt des Venensystems eines Schlangen-Embryo. *v* Herzkammer. *ba* Bulbus arteriosus. *c* Vorhof. *DC* Linker Ductus Cuvieri. *vc* Linke Cardinalvene. *vj* Linke Jugularvene. *vu* Umbilicalvene. *U* Urniere. *l* Labyrinthanlage. (Nach Rathke.)

und hinteren jeder Seite vereinigen sich und münden in die Jugularvene ihrer Seite ein. Die Verbindung mit der linken Jugularvene schwindet später, worauf die linken Vertebralvenen unter Entwickelung von Queranastomosen mit den rechten sich vereinigen, und wie diese in die rechte Jugularvene einmünden.

Mit dem Aufhören der Verbindung der Cardinalvenen mit den Cuvier'schen Gängen erscheinen diese als Fortsetzungen der Jugularvenen, welche die von den Vordergliedmaassen kommenden Subclavien aufnehmen, und als obere Hohlvenen bezeichnet werden. Die aus den Körperwandungen das Blut sammelnden Vertebralvenen sind nur während des Embryonalzustandes in grösserer Ausdehnung vorhanden und erleiden meist eine bedeutende Rückbildung. Auch ihre ursprünglich paarige Anordnung wird aufgegeben (Schlangen), und der grösste Theil ihres Gebietes ordnet sich der Vena cava inferior unter.

Wesentlich ähnliche Einrichtungen treffen wir bei den Vögeln. Ein Paar Jugularvenen, häufig, wie es schon bei den Schlangen der

Fig. 315.



Fall war, in ungleicher Ausbildung, bildet die Hauptstämme für das aus den vorderen Körpertheilen rückkehrende Blut. An der Schädelbasis sind sie meist durch einen Querstamm mit einander verbunden, der gleichfalls vom Kopfe wie von der Halswirbelsäule Venen eintreten lässt. Mit der Rückbildung der linken Jugularvene bildet dieser Querstamm die Bahn für die Ueberleitung des Blutes in die rechte. Die Vertebralvenen sind dabei zu unansehnlichen Gefässen geworden. Die Jugularvenen vereinigen sich mit den in die Subclavien zusammentretenden Venen der Vorderextremität und die beiden dadurch entstehenden Stämme erscheinen wieder als obere Hohlvenen. Indem diese noch hintere Vertebralvenen aufnehmen, gibt sich ein Abschnitt von ihnen als aus den bei den Fischen persistirenden Querstämmen (Ductus Cuvieri) hervorgegangen zu erkennen. Diese Hohlvenen münden jedoch

Fig. 315. Verhalten der grossen Venenstämme am Herzen. I Reptil (Python). II Vogel (Sarcorhamphus). III Beutelthier (Halmaturus). IV Schwein. Sämmtlich von hinten dargestellt. *i* Vena cava inferior. *s* Vena cava superior sinistra. *d* Vena cava superior dextra. *ap* Arteria pulmonalis. *a* Aorta. *sv* Sinus venosus.

getrennt in den rechten Vorhof ein, da der noch bei den Reptilien vorhandene Sinus (vergl. Fig. 315. I. *sv*) in die Wand des Vorhofs überging, und somit einen Theil desselben bildet. Von diesem Eintreten ursprünglich ausserhalb des Vorhofs gelagerter Theile in die rechte Vorhofswand sind im Innern noch Andeutungen wahrzunehmen. Was die Vertebralvenen betrifft, so nehmen dieselben bei den Vögeln ihren Verlauf in einem von den Rippen umschlossenen Canal, so dass sie sich dadurch schon als von den Cardinalvenen zu sondernde Gefässe darstellen.

§ 436.

Die Anlage des Venenapparates der Säugethiere stimmt mit jenem der niederen Wirbelthiere vollkommen überein. Zwei Jugularvenen (Fig. 313) nehmen Cardinalvenen auf, und die jederseits gebildeten gemeinsamen Stämme treten in einen Venensinus, der sich mit dem Vorhofe verbindet, und später bei der Scheidung des Vorhofes in den rechten Vorhof aufgenommen wird. In letzteren münden alsdann zwei discrete Venenstämme, von denen jeder in einen vorderen stärkeren und hinteren schwächeren Stamm sich fortsetzt. In den vorderen (Fig. 316. A) senken sich mit der Bildung der Vorderextremitäten die Venae axillares oder subclaviae (*s*) ein, und die beiden aus dieser Verbindung gebildeten Venenstämme werden als obere Hohlvenen (Venae cavae sup.) unterschieden.

Das Gebiet der Cardinalvenen wird mit der Entwickelung des Systems der unteren Hohlvenen allmählich beschränkt, indem ein Theil des durch die Cardinalvenen gesammelten Blutes der unteren Hohlvene zugeleitet wird. Dabei erleiden die Cardinalvenen selbst eine Rückbildung durch Uebergang eines Theiles ihrer Wurzeln in neue Längsvenenstämme, die wieder wie bei den Reptilien die

Fig. 316.

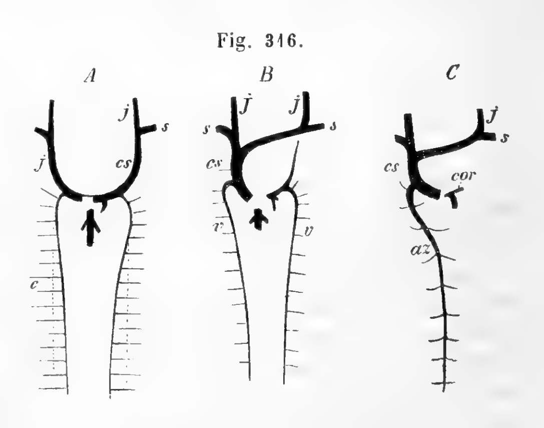


Fig. 316. Umwandlung des primitiven paarigen Venensystems bei Säugethieren. *A* Die Vertebralvenen sind an die Stelle eines Theiles der Cardinalvenen getreten, welche durch punctirte Linien angedeutet sind. *B* Die linke primitive Jugularvene ist an ihrem unteren Abschnitte rückgebildet, ihr Gebiet ist durch einen Querstamm mit der rechten vereinigt. *C* Die linke Jugularvene ist mit dem Ductus Cuvieri bis auf ein dem Herzen anliegendes Rudiment verschwunden, das Gebiet der rechten Vertebralvene ist in das der linken aufgenommen. *j* Jugularvene. *s* Vena subclavia. *cs* Vena cava superior. *c* Cardinalvene. *v* Vertebralvene. *cor* Vena coronaria. *az* Vena azygos.

Vertebralvenen vorstellen, und in das in den Cuvier'schen Gang mündende Ende der Cardinalvenen fortgesetzt sind. Durch die Minderung ihres Gebietes erscheinen diese Vertebralvenen (Fig. 316. *A. B. v.*) wie Zweige der aus den Cuvier'schen Gängen und den Jugularvenen entstandenen Stämme, eben der oberen Hohlvenen. Sie bestehen bei Monotremen, Beutelthieren, vielen Nagern und Insectenfressern fort. Bei Anderen wird durch Entwickelung der Queranastomosen ein Theil des vorher der linken oberen Hohlvene (Fig. 316. *B*) zugeführten Blutes in die rechte (*cs*) übergeleitet, wobei der linke obere Hohlvenenstamm sich rückbildet (Nager, Wiederkäuer, Einhufer). Bei vollständiger Ausbildung dieses Verhältnisses schwindet der grösste Theil des Stammes dieser Vene und es besteht von ihr nur der ursprünglich den linken Ductus Cuvieri bildende, zwischen linker Kammer und Vorkammer gelagerte Endabschnitt (Fig. 316. *C. cor*), in welchen die Herzvenen münden, als Sinus der Kranzvene des Herzens fort. Eine halbringförmige Falte scheidet diesen Sinus auch beim Menschen von der eigentlichen Kranzvene, und die an seiner Mündung in die rechte Vorkammer liegende Valvula Thebesii ist eine Zeit lang Klappe der linken oberen Hohlvene. Die rechte obere Hohlvene ist dann der einzige vordere Hauptstamm geworden (Cetaceen, Carnivoren, Primaten).

Mit der Reduction des linken oberen Hohlvenenstammes erleiden auch die Cardinalvenen oder die aus ihrem Gebiete hervorgegangenen Vertebralvenen bedeutende Veränderungen. Während sie in dem ersten Falle jederseits in die bezügliche Hohlvene münden (Fig. 316. *A*), und auch im zweiten durch Ausbildung einer rechten Hohlvene gegebenen Falle von der linken Seite her selbständig in den rechten Vorhof treten (*B*), wird mit der Reduction dieses zum Herzen verlaufenden Abschnittes eine Verbindung mit der rechten Vertebralvene eingeleitet. Die linke Vertebralvene setzt sich durch Queranastomosen mit der rechten in Zusammenhang, und diese wird nach Auflösung der Verbindung des oberen Endes mit der linken oberen Hohlvene zur Vena hemiazygos, während die rechte in ihrem früheren Verhalten wenigstens der Lage nach fortdauernd, zur Vena azygos wird (Fig. 318). Beim Bestehen zweier oberer Hohlvenen bleiben die beiden Cardinalvenen nicht immer unverändert, vielmehr überwiegt auch hier häufig der eine Stamm über den anderen, der bis zum Verschwinden reducirt sein kann. Dann entsteht eine von beiden Seiten her Intercostalvenen aufnehmende Vena azygos, welche bald in den linken, bald in den rechten oberen Hohlvenenstamm oder auch in die einzige obere Hohlvene einmündet, z. B. bei Carnivoren (Fig. 316. *C. az*).

Bei den meisten Säugethieren werden die Wurzeln der Jugularvenen aus zahlreichen, von äusseren und inneren Kopftheilen kommenden Venen gebildet, von welchen eine einen Theil des Blutes aus der Schädelhöhle durch das Foramen jugulare ableitet. Sie stellt nur ein untergeordnetes Gefäss dar, indem die Hauptausfuhr jenes Blutes durch

einen zwischen Petrosum und Squamosum oder nur in letzterem gelagerten Canal (Canalis temporalis) stattfindet. Unter Erweiterung des Foramen jugulare wird bei anderen die dort beginnende Vene stärker und gewinnt allmählich über die anderen aus dem Schädel leitenden Bahnen die Oberhand, wobei sie sich zu der bei den Primaten vorkommenden Vena jugularis interna gestaltet. Die übrigen Venen vereinigen sich allmählich zur Jugularis externa, welche bei den meisten Säugethieren die vorherrschende bleibt.

§ 437.

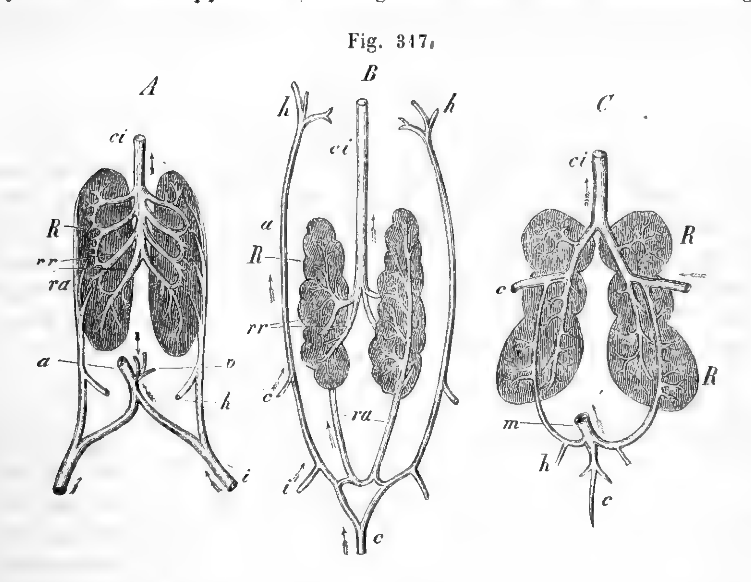
Das zweite grosse Venengebiet beginnt sehr unansehnlich bei den Fischen, indem es dort einzig durch die Lebervenen vorgestellt wird, die zu mehreren oder in einen Stamm vereinigt in den gemeinsamen Venensinus einmünden. Mit der Verminderung des Gebietsumfanges der Cardinalvenen bildet sich im Zusammenhange mit den Lebervenen ein neuer Bezirk, jener der unteren Hohlvene, der schon bei Amphibien entsteht. Derselbe Venenstamm sammelt Blut aus der Niere und wird damit zur Vena renalis revehens (Fig. 317. *A. ci*). Das Blut aus den Hinterextremitäten tritt in eine Vena iliaca (*A. i*), welche bei den urodelen Amphibien jederseits einen Ast der sich spaltenden Caudalvene aufnimmt. Sie bildet, in die Niere sich auflösend, eine Vena renalis advehens. Ein Zweig der Vena iliaca tritt gegen die Medianlinie des Abdomen und nimmt von der sogenannten Harnblase Venen (Fig. 317. *A. o*) auf, worauf er sich mit jener der anderen Seite zu einem unpaaren zur Leber verlaufenden, und damit dem Pfortadersystem sich verbindenden Stamm (*a*) Vena epigastrica, Vena abdominalis) vereinigt. Die Venen des Darmcanals und der Milz sammeln sich zu einem Pfortaderstamme, der längs der Leber sich auflöst.

Der hintere Abschnitt des Venensystems der Reptilien bildet sich nach Auflösung des Systems der Cardinalvenen zunächst aus dem Stamme der Lebervenen und den rückführenden Venen der Nieren. Daraus entsteht der Stamm einer unteren Hohlvene (Fig. 317. *B. ci*), die unter der rechten oberen Hohlvene in den gemeinsamen Venensinus einmündet. In den einzelnen Abtheilungen der Reptilien bestehen jedoch mannichfache Modificationen, und nur die Saurier und Ophidier zeigen noch manchen engeren Anschluss an die Verhältnisse des Venenapparates der Amphibien. Die Caudalvene theilt sich in zwei Stämme, welche bei den Eidechsen Venen der hinteren Extremitäten aufnehmen und Venae renales advehentes vorstellen, indem sie sich schliesslich in den Nieren vertheilen. Mit diesen Venen verbinden sich Venen der Wirbelsäule. Aehnlich verhalten sich auch die Crocodile, deren Vena caudalis (Fig. 317. *B. c*) gleichfalls sich theilt, dann aber einen die Venae renales advehentes (*ra*) absendenden Querstamm bildet. Die

Venae renales revehentes bilden bei allen diesen einen vor der Wirbelsäule verlaufenden Stamm und in der Niere besteht ein Pfortaderkreislauf, der nur bei den Schildkröten zu fehlen scheint.

Ein anderes Venengebiet der Reptilien wird durch die Venae epigastricae oder abdominales dargestellt, die aus einem embryonalen Venenapparate hervorgehen. Mit der Entwickelung der

Fig. 317.



Allantois bildet sich aus dem dieselbe begleitenden Gefässnetze ein Venenpaar aus, welches anfänglich (nach Rathke bei der Natter) mit den Enden der Cuvier'schen Gänge zusammen ausmündet. Diese Venae umbilicales nehmen von der Bauchwand her Venen auf, und stehen zugleich mit der Bildung des Pfortaderkreislaufs der Leber in Verbindung. Bei den Schlangen verschwindet diese Umbilicalvene, nachdem die in sie einmündenden Venen der Bauchwand sich in einen Plexus auflösten, dagegen bleibt bei den Eidechsen eine der Umbilicalvenen mit ihrem Endabschnitte bestehen und bildet mit den in sie mündenden Bauchwandvenen eine Vena epigastrica, die auch von der Harnblase Venen empfängt und nach vorn zur Leber zieht.

Bei Crocodilen und Schildkröten bleiben die Enden der zwei Umbilicalvenenstämme bestehen und werden, da die Venen der Bauchwand sich in sie fortsetzen, zu Theilen der Venae epigastricae. Wie

Fig. 317. Hinterer Abschnitt des Venensystems. *A* vom Frosch, *B* Alligator, *C* Vogel. Bezeichnung: *R* Nieren. *c* (unpaarer Stamm) Caudalvene. *c* Vena cruralis. *i* Vena ischiadica. *v* Venae vesicales. *a* Vena epigastrica (abdominalis). *m* Vena coccygeo-mesenterica. *ra* Vena renalis advehens. *rr* Vena renalis revehens. *ci* Vena cava inferior. *h* in *A* und *C* Vena hypogastrica, in *B* Ende der Vena epigastrica in der Leber.

die einfachen Venen der Amphibien und Eidechsen treten auch sie zur Leber, und verbinden sich bei den Crocodilen mit Aesten der Pfortader, indess sie bei den Schildkröten sich von beiden Seiten her in einen Querstamm vereinigen, der die hier nicht zu einem Pfortaderstamme vereinigten, einzelnen Venae intestinales aufnimmt. In beiden Fällen vertheilen sie sich in der Leber, gehören somit zum Pfortadersysteme derselben. Bei den Crocodilen wie bei den Schildkröten gehen die Venae epigastricae (Fig. 317. *B. a*) aus den beiden Aesten der Caudalvene (*c*) hervor und nehmen die Cruralvene (*c*) auf, sowie vorher die Venae ischiadicae. Da aber bei den Crocodilen auch die Venae renales advehentes aus der Caudalvene und der Vereinigung derselben mit den Venae ischiadicae entspringen, so wird hier ein Theil des aus dem hinteren Körperabschnitte kommenden Venenblutes in den Pfortaderkreislauf der Niere übergeführt, und das übrige in jenen der Leber. Bei den Schildkröten dagegen wird bei dem Mangel zuführender Nierenvenen das gesammte Blut aus dem hinteren Körperende in die Leber geleitet, indem in die Venae epigastricae auch noch Vertebralvenen einmünden.

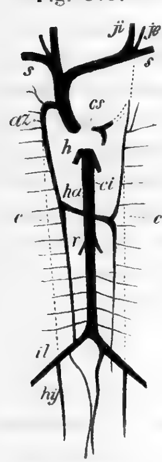
§ 438.

Manche der bei den Reptilien bestehenden Venen erscheinen bei den Vögeln als vorübergehende Bildungen. Die untere Hohlvene (Fig. 317. *C. ci*) setzt sich auch hier aus zwei aus den Nieren kommenden Stämmen zusammen, welche jedoch die Venen der hinteren Gliedmaassen (*c*) aufnehmen und bei der Grösse dieser Gefässe als Fortsetzungen derselben betrachtet werden können. Ausser den in den Nieren wurzelnden Zweigen verbinden sich mit diesen Stämmen noch zwei Venae hypogastricae (*h*), an der Wurzel des Steisses durch eine Queranastomose verbunden, welche von hinten her die Caudalvene (*c*) aufnimmt und nach vorne eine zur Vena mesenterica ziehende Vene (*m*) (Vena coccygeo-mesenterica) abgibt. Die letztere ist auch bei den Crocodilen als ein weiter Venenstamm vorhanden, der mit dem die beiden Aeste der Caudalvene verbindenden Querstamme anastomosirt, und so einen Theil des aus dem Schwanze oder aus den Hinterextremitäten kommenden Venenblutes vom Nierenpfortaderkreislaufe ableitet.

Die bei den Vögeln bestehende Anordnung der Venen in den Nieren macht einen Pfortaderkreislauf in diesen Organen möglich, dessen Existenz jedoch des sicheren Nachweises noch entbehrt. Bei den Säugethieren ist er verschwunden. Die Verhältnisse der Umbilicalvenen und der Venae omphalo-mesentericae sind jenen der Reptilien ähnlich. Doch scheinen im Einzelnen, selbst für die grösseren Stämme manche Abweichungen zu bestehen. Sehr frühzeitig bildet sich die von den Nieren und den Keimdrüsen das Blut sammelnde untere Hohlvene (Fig. 318. *ci*) aus, welche mit den vereinigten Umbilicalvenen

zusammentritt, und nach dem Schwinden der rechten Umbilicalvene die linke aufnimmt. Mit dem Ende des Hohlvenenstammes (Fig. 318. *ci*) verbinden sich nach Auflösung der Cardinalvenen (*c*) die Venen des Beckens (*hy*) und der hinteren Extremität (*il*), und ebenso die Caudalvene. Zur Zeit, da die Umbilicalvene den grössten Venenstamm vorstellt, erscheint die Cava inferior nur wie ein Zweig desselben. An der Eintrittsstelle der Umbilicalvene in die Leber bilden sich Aeste in letzteres Organ, während gleichzeitig ähnliche Zweige aus der Leber in die Vereinigungsstelle der Umbilicalvene mit der Cava inferior treten; letztere stellen die Lebervenen vor. Dadurch wird der Pfortaderkreislauf in der Leber angebahnt, und indem das aus der Umbilicalvene dem Herzen zugeführte Blut den Umweg durch die Leber macht, bildet sich das zwischen ein- und ausführenden Venen liegende Stück der Umbilicalvene zurück, um den Ductus venosus Arantii vorzustellen. Das die Mesenterialvenen aufnehmende Stück der Vena omphalo-mesenterica wird dabei zum Stamme der Pfortader, während die von der Umbilicalvene in die Leber gebildeten Aeste nach Obliterirung des Ductus Arantii die Aeste der Pfortader vorstellen. So wird die untere Hohlvene zum hinteren Hauptstamme, in welchen die Venen des Beckens, der hinteren Extremitäten, der Nieren und der Geschlechtsorgane einmünden, indess die Venen des Darmcanals und der Milz die Pfortader bilden.

Fig. 318.



§ 439.

Die Vertheilung der Blutgefässe im Körper geschieht in der Regel unter allmählicher Verästelung der einzelnen Stämme, bis dann aus den feinsten Verzweigungen der Arterien und Venen das System der Capillaren hervorgeht, beiderlei Blutgefässe mit einander verbindend. Abgesehen von den eigenthümlichen Einrichtungen, wie sie die Schwellkörper und andere erectile Organe besitzen, oder wie sie in den von knöchernen Wandungen umschlossenen, oft mehr lacunären Bluträumen bestehen, herrscht im Blutgefässapparate vieler Organe bezüglich der Vertheilung der Gefässe eine vom gewöhnlichen Verhalten etwas abweichende Weise. Eine Vene oder Arterie theilt sich nämlich plötzlich in ein Büschel feiner Aeste, die mit oder ohne Anastomosen sich

Fig. 318. Schema der Hauptstämme des Venensystems des Menschen (vergl. damit Fig. 316). *cs* Vena cava superior. *s* Vena subclavia. *je* Jugularis externa. *ji* Jugularis interna. *az* Vena azygos (rechte hintere Vertebralvene). *ha* Vena hemiazygos. *c* Andeutung der Cardinalvenen. *ci* Vena cava inferior. *h* Venae hepaticae. *r* Venae renales. *il* Vena iliaca. *hy* Vena hypogastrica.

entweder in das Capillarsystem verlieren, oder sich bald wieder in einen Stamm sammeln. Eine solche Gefässvertheilung bezeichnet man seit langem als Wundernetz, Rete mirabile. Ihre Bedeutung liegt offenbar in einer Verlangsamung des Blutstroms und Vergrösserung der Oberfläche der Gefässbahn, woraus eine Veränderung sowohl in den Druck- wie in den Diffusionsverhältnissen der ernährenden Flüssigkeit resultiren muss. Geht aus einer solchen Auflösung eines Gefässes wieder ein gleichartiger Gefässstamm hervor, so nennt man das Wundernetz bipolar oder amphicentrisch, bleibt das Gefässnetz aufgelöst, so wird die Bildung als diffuses, unipolares oder monocentrisches Wundernetz bezeichnet. Bald sind nur Arterien oder nur Venen (Rete mirabile simplex), bald beiderlei Gefässe unter einander gemischt (Rete mirabile geminum seu conjugatum) an dieser Bildung betheiligt.

Solche Wundernetze finden sich als arterielle in der Pseudobranchie, in der Chorioïdea des Auges der Fische, dann sehr mannichfaltig an der Schwimmblase. Bei Vögeln und Säugethieren kommen Wundernetze im Bereiche der Carotiden und ihrer Zweige nicht selten vor. Sehr verbreitet sind sie an den Gliedmaassen der Säugethiere (Monotremen, Edentaten). Auch im Bereiche der Eingeweidearterien kommen Wundernetze sowohl an Arterien oder an Venen vor, so bildet beim Schwein die Art. mesenterica ein arterielles Wundernetz. Allgemein verbreitet sind arterielle Wundernetze an den Endzweigen der Nierenarterien, wo sie die Malpighi'schen Glomeruli bilden, aus denen bekanntlich wieder eine Arterie zur Capillarvertheilung auf den Harncanälchen hervorgeht.

Lymphgefässsystem.

§ 440.

Das Vorkommen eines mit dem Blutgefässsystem verbundenen Canalsystems, in welchem die auf dem capillaren Abschnitte des ersteren ausgetretene ernährende Flüssigkeit nach Durchtränkung der Gewebe als Lymphe wieder in den Blutstrom übergeführt wird, bildet eine besondere Einrichtung des Wirbelthierorganismus. Sie scheint mit weiteren Ausbildungen des Körpers verknüpft zu sein, da sie bei Amphioxus fehlt, und ontogenetisch relativ erst spät aufzutreten beginnt, nachdem das Blutgefässystem sowohl in seinem arteriellen als venösen Abschnitte differenzirt und in Thätigkeit ist. Eine besondere Bedeutung hat der am Darmcanale wurzelnde Abschnitt des Lymphgefässystems, der das durch den Verdauungsprocess aus dem Chymus bereitete Ernährungsmaterial als Chylus aufnimmt und der Blutbahn zuführt.

Ausser der Rückleitung der Lymphe kommt diesem Canalsysteme noch eine andere, seine anatomischen Verhältnisse complicirende Verrichtung zu. In seinen Bahnen sind nämlich die Keimstätten der Form-

elemente der Lymphflüssigkeit, der Lymphzellen, eingebettet, die dem Blute zugeführt allmählich in die Formbestandtheile des letzteren sich umwandeln.

Dieses Lymphgefässystem bietet in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere wenig Selbständigkeit dar, indem seine Bahn zum grossen Theile aus weiten, andere Organe, vorzüglich Arterien umgebenden Räumen vorgestellt wird. Die bindegewebige Arterienscheide umschliesst zugleich die Lymphbahn. Auch Venen können von weiten Lymphgefässen umgeben sein; so liegt z. B. die Abdominalvene von Salamandra in ein Lymphgefäss eingeschlossen (LEYDIG).

Fig. 319.

Ausser den Blutgefässe begleitenden Lymphwegen finden sich schon in den unteren Abtheilungen solche mit selbständigerem Verlaufe, wie in der Haut oder auch an Abschnitten des Darms und anderen Eingeweiden. Peripherisch bilden die Lymphgefässe durch zahlreiche Anastomosen Capillarnetze oder diese repräsentirende Räume. Daraus gehen allmählich weitere Räume, entweder Canäle, oder unregelmässig abgegrenzte Sinusse hervor, an deren Stelle erst bei den höheren Abtheilungen in ihrem Baue mit den Venen verwandte Gefässe treten.

Während die Lymphbahn von den niederen zu den höheren Wirbelthieren im Allgemeinen eine allmähliche Differenzirung aus dem Lacunensystem der Wirbellosen ähnlichen Räumen zu einem distinct gebauten Canalsysteme wahrnehmen lässt, derart dass die interstitielle Natur der Lymphwege mehr nur den peripherischen Abschnitten zukommt: so erhält sich doch allgemein noch eine aus niederen Zuständen ableitbare Einrichtung in der Bedeutung der Leibeshöhle als eines Lymphraumes. Die Leibeshöhle der Wirbelthiere schliesst sich damit näher an das Cölom vieler Wirbelloser an. Bei der bei manchen Fischen (Stör, Selachier) bestehenden Communication der Leibeshöhle mit der Pericardialhöhle, wird auch diese hierher gerechnet werden dürfen, ebenso wie die Pleurahöhlen der Säugethiere, die nur Differenzirungen des gemeinsamen Cöloms sind.

§ 441.

Bei den Fischen erscheinen die Hauptstämme in Gestalt von Lymphsinussen. Solcher finden sich meist zwei paarige vor, oder

Fig. 319. Ein Stück der Aorta einer Schildkröte (Chelydra) von einem weiten Lymphraum umgeben. *a* Aorta. *b* Aeussere Wand des Lymphraumes, bei *b'* ist dieselbe entfernt, so dass das Blutgefäss frei liegt. *c* Trabekel, welche vom Blutgefäss aus zur Wand des Lymphraumes ziehen. (Natürliche Grösse.)

ein unpaarer unterhalb der Wirbelsäule. Der unpaare Stamm theilt sich nach vorne in zwei Aeste. In diese Stämme sammeln sich theils kleinere Sinusse, theils engere Canäle als Lymphgefässe. Die Verbindung mit dem Venensystem geschieht meist an zwei Stellen. Ein Lymphsinus des Schädels mündet jederseits in die betreffende Jugularvene ein, und am Schwanze verbinden sich zwei, Seitengefässtämme aufnehmende Sinusse durch eine am letzten Schwanzwirbel zusammentretende Queranastomose mit der Caudalvene.

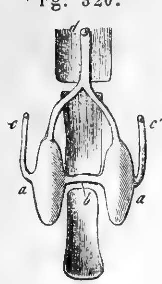
Neben einem sehr entwickelten subcutanen Lymphraumsystem, welches besonders bei den ungeschwänzten Amphibien sich über einen grossen Theil der Oberfläche verbreitet, bildet der subvertebrale Lymphraum der Amphibien einen gleich ansehnlichen Abschnitt. In ihn münden die Lymphgefässe des Darmes (Chylusgefässe), wie der übrigen Eingeweide ein, sowie auch von den Extremitäten her Verbindungen mit Lymphgefässen bestehen. Bei den Reptilien treten unter dem Fortbestehen mannichfacher, häufig auch subcutaner Lymphräume engere Beziehungen zu den Arterien auf, die Lymphgefässe bilden bald weite, die Arterien umgebende und von Balken durchzogene Räume (Fig. 319), bald stellen sie jene Blutbahnen begleitende Geflechte dar. Letztere lassen sich von ersteren ableiten, indem durch stärkere Ausbildung jener Balken der Lymphraum in einzelne unter einander anastomosirende Canäle zerlegt wird. Der die Aorta umgebende Lymphraum theilt sich bei den Crocodilen und Schildkröten in zwei die Venen der Vorderextremität umgebende Stämme, in welche vom Kopfe und Halse wie von den Extremitäten Lymphgefässe einmünden. Aehnlich verhalten sich die Lymphstämme der Vögel, bei denen der vor der Aorta verlaufende Hauptstamm (Ductus thoracicus), wie auch die kleineren Gefässe eine grössere Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Beziehungen zu den Arterien erreicht haben. Die Einmündung der Ductus thoracici geschieht wie bei den Reptilien in die oberen Hohlvenen (Venae brachiocephalicae). Eine zweite Verbindung findet sich am Anfange des Schwanzes, worin Amphibien und Reptilien übereinkommen. Das betreffende Venengebiet gehört den Venae ischiadicae oder den zuführenden Nierenvenen an.

Bei den Säugethieren sind die Lymphgefässe hinsichtlich ihrer Wand noch bedeutender differenzirt, obgleich auch hier die Arterienscheide für Theile des Lymphstroms häufig die Bahnen abgrenzt. Sie bilden auf ihrem sonst meist die Blutgefässe begleitenden Verlaufe vielfache Anastomosen, und sind, wie jene der Vögel, durch Klappen ausgezeichnet. Sowohl die Lymphgefässe der hinteren Extremitäten, als die Chylusgefässe vereinigen sich noch in der Bauchhöhle in einen selten paarigen Hauptstamm, dessen Anfang häufig eine bedeutende Erweiterung (Cisterna chyli) auszeichnet. Daraus setzt sich ein in den Anfang der linken Vena brachiocephalica einmündender Ductus thoracicus fort, und in dieselbe Vene münden beiderseitig die Stämme der

Lymphgefässe vorderer Körpertheile (des Kopfes und der Vorderextremität) und der Brustwand.

In der Nähe der Einmündung in Venen zeigen die Lymphgefässstämme meist beträchtliche Erweiterungen, deren Wand durch einen Muskelbeleg ausgezeichnet ist, und rythmische Contractionen ausführt. Man bezeichnet derartige Einrichtungen als Lymphherzen. Sie sind in vereinzelten Fällen am Caudalsinus von Fischen beobachtet, genauer dagegen bei Amphibien (Fröschen) und Reptilien (Schildkröten) bekannt; bei ersteren sowohl an den vorderen als an den hinteren Einmündestellen vorhanden, indess bei urodelen Amphibien wie bei Reptilien nur hintere Lymphherzen nachgewiesen sind. Diese letzteren kommen unter den Vögeln nur noch den Ratiten (Strauss, Casuar), und einigen Schwimmvögeln zu, indess sie bei Anderen ihren Muskelbeleg verloren haben und einfache blasenförmige Erweiterungen vorstellen. Bei den Säugethieren endlich scheinen derartige Gebilde nicht mehr zur Entwickelung zu kommen.

Fg. 320.



§ 412.

Was die Lymphzellen erzeugenden Apparate betrifft, so finden sich hiefür einfache Formen bei Fischen vor, wo im Verlaufe einzelner Lymphgefässe Stellen bestehen, an denen eine Zellenproduction in den Maschen eines netzförmig angeordneten bindegewebigen Balkenwerkes vor sich geht. Bei bedeutenderer Entwickelung dieser Einrichtung werden partielle Anschwellungen gebildet, die wegen der Beziehungen der Lymphgefässe zu den Arterien, diese begleiten. Selbst bei den höheren Wirbelthieren besteht dieses Verhalten, wenn auch bei der grösseren Selbständigkeit der Lymphgefässe die Arterienscheiden nicht mehr beständig die Bildungsstätten sind. Vorzüglich ist es die Schleimhaut des gesammten Darmcanals, deren Lymphgefässe mit solchen zellenerzeugenden Stellen in Verbindung sind, die dann kleine follikelartige Anschwellungen herstellen. Sie finden sich zerstreut oder in verschiedenen Combinationen gruppirt, und werden als »geschlossene Drüsenfollikel« bezeichnet. Am Anfange der Darmwand bilden Gruppen solcher Gebilde die bereits oben (S. 582) erwähnten Tonsillen, und auf einzelnen Stellen der Schleimhaut des Mitteldarms dichter bei einander stehend, bilden sie die sogenannten »PEYER'schen Drüsen«, die bereits bei Reptilien vorkommen, aber erst bei Säugethieren eine grössere Verbreitung besitzen.

Die Vereinigung einer grösseren Anzahl solcher einzelnen Follikel stellt grössere Gebilde, Lymphdrüsen, vor, die gleichfalls in die

Fig. 320. Caudalsinus *a a*. Anastomosirender Querstamm *b*. Seitengefässe *c* und Ursprung der Caudalvene *d* von Silurus glanis. (Nach HYRTL.)

Bahnen der Lymphe eingebettet erscheinen, und ihr Vorkommen an den verschiedensten Körperstellen besitzen können. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien werden die eigentlichen Lymphdrüsen noch vermisst. Auch den Vögeln scheinen sie nur in beschränkter Weise (am Halse) zuzukommen, und erst bei den Säugethieren treten sie allgemeiner auf, sowohl an dem chylusführenden Abschnitte des Lymphsystems im Mesenterium, als auch im übrigen Körper verbreitet. Bei einigen Säugethieren (z. B. Phoca, Canis, Delphinus) sind die Mesenterialdrüsen zu einer einzigen Masse, dem sog. Pancreas Aselli vereinigt.

Zn den lymphzellenerzeugenden Organen gehört auch die Milz, die in ihrem feineren Baue von den Lymphdrüsen nur dadurch verschieden ist, dass die in ihr gebildeten Lymphzellen direct in die Blutbahn übertreten. Der letztere Abschnitt wird durch ein zwischen ein- und austretende Gefässe eingeschaltetes feines Lacunensystem hergestellt, welches den grössten Theil der sogenannten Milzpulpa bildet.

Mit Ausnahme von Amphioxus ist die Milz bei allen Wirbelthieren vorhanden und lagert stets in der Nachbarschaft des Magens, meist zunächst des Cardialsackes. Sie erscheint bald als ein längliches oder rundliches Organ von dunkelrother Farbe, zuweilen wie z. B. bei manchen Selachiern in eine Anzahl von kleineren Läppchen zerfallen, von denen auch sonst einzelne als Nebenmilzen mit dem grösseren Organe vorkommen.

§ 443.

Die allgemeine Verbreitung eines Organs, dessen Bau in einigen Puncten an Lymphdrüsen erinnert, während seine Beziehungen zum Lymphgefässsystem noch völlig dunkel sind, gestattet für dasselbe kein gänzliches Uebergehen, und so mag hier noch der Thymus gedacht sein. Dieselbe erscheint als ein gleichfalls aus drüsenartigen Follikeln zusammengesetztes Gebilde, welches in grössere und kleinere Lappen getheilt ist und seine kleinsten Bläschen mit Zellen gefüllt erscheinen lässt. Bei den Selachiern liegt das Organ auf den Kiemensäcken, zwischen diesen und der Muskulatur des Rückens, und beim Stör und manchen Teleostiern hält man ähnliche an der hinteren oberen Grenze der Kiemenhöhle vorkommende Follikel für dasselbe Organ. Bei den Amphibien trifft man die Thymus als ein kleines Knötchen hinter dem Winkel des Unterkiefers. Aehnlich erscheint sie bei den Reptilien, bei Schlangen und Schildkröten über dem Herzen an der Carotis gelagert, und bei Crocodilen in Uebereinstimmung mit den Vögeln (Fig. 280. *th*) vom Herzbeutel bis zum Unterkiefer emporreichend. Der untere Abschnitt ist bei Säugethieren der entwickeltere, so dass sie nur selten aus der Brusthöhle heraustritt. Bei allen ist sie in den Jugendzuständen am beträchtlichsten entwickelt, erleidet dann Rückbildungen und nur bei Wenigen behält sie den früheren Umfang auch im erwachsenen Zustande der Thiere bei (Pinnipedier).

§ 444.

Bis jetzt noch völlig räthselhaft ist ein unter den Wirbelthieren gleichfalls verbreitetes Organ, welches in den höheren Abtheilungen jederseits vor der Niere lagert und daher als Nebenniere (Glandula suprarenalis) bezeichnet ward. Bei den Anamnia sind diese Gebilde durch die Umhüllung sympathischer Ganglien mittels einer aus zellenhaltigen Schläuchen zusammengesetzten Corticalschichte vertreten, und als gelbliche oder weissliche Körper über eine grössere Strecke vertheilt, indess sie bei den Amnioten jederseits Eine Masse darstellen, und in ihrer Marksubstanz gleichfalls noch Nervenelemente wahrnehmen lassen. Bemerkenswerth ist ihr relativ bedeutendes Volum während der Fötalperiode bei Säugethieren. Die Bedeutung dieser Organe, welche mit der Unterstellung derselben unter den anatomisch durchaus unklaren und daher verwerflichen Begriff der sogenannten »Blutgefässdrüsen« in nichts gefördert wurde, dürfte daher in jeder Hinsicht noch festzustellen sein.

Corrigendum.

S. 577. Statt Kiemenspalten der Anamnia — Gaumen der Amnioten lies: Kiemenspalten und Gaumen der Amnioten.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

